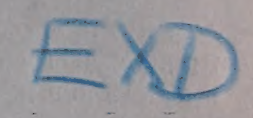
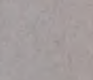
АКАДЕМИЯ НАУК СССР



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ XXXII, ВЫП. 4

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1953

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

1953

ТОМ XXXII — июль — август — ВЫПУСК 4

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Биолого-почвенный институт
Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова
Редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

О РАЗВИТИИ СОВЕТСКОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ НАУКИ

Акад. Е. Н. ПАВЛОВСКИЙ

Четвертый номер Зоологического журнала является тематическим, так как он целиком посвящен работам морфологического характера.

Редакция Зоологического журнала считает, что журнал должен разрешать две задачи. Первой из них является публикование текущих научных зоологических работ. В этом отношении журнал достиг значительного успеха, ибо он стал по своему значению действительно всесоюзным. Из отчета за истекший 1952 год видно, что 130 опубликованных в журнале статей принадлежат авторам из 29 городов СССР — от Ленинграда и Петрозаводска на северо-западе и западе до Владивостока на востоке, Одессы и Тбилиси на юге и Алма-Аты на юго-востоке. Увеличение объема журнала в полтора раза против прежнего открывает новые возможности давать «путевку в жизнь» молодым авторам на заре их научной деятельности.

Редакция журнала в 1952 г. выпустила первый целевой номер, посвященный целиком систематическим работам разного характера. До этого времени в Зоологическом журнале, начиная с первого года его основания, не было напечатано ни одной статьи по систематике.

Редакция Зоологического журнала нынешнего состава видит вторую задачу центрального периодического органа зоологического характера (который к тому же является единственным) в том, чтобы поддерживать и способствовать развитию тех важных зоологических специальностей, которые в тот или другой период по ряду причин становятся дефицитными или отстают в своем росте. Такое отставание таит в себе чреватую последствиями опасность — ослабление подроста молодых кадров, которые предпочитают работать в других отраслях зоологии.

Для поддержки развития систематики, как уже указывалось, был составлен и выпущен тематический номер систематических работ. Судя по откликам письменным и устным, он был принят весьма благоприятно, и в нем видели своего рода опору для включения в план работ по систематике, которые иногда считались «неактуальными».

Почти одновременно редакция поставила перед собой и другую задачу — способствовать развитию морфологических исследований по зоологии позвоночных и особенно беспозвоночных. Достаточно просмотреть содержание Зоологического журнала за последние годы, чтобы убедиться в крайней малочисленности собственно морфологических работ. В 1952 г. из 130 работ, опубликованных в Зоологическом журнале, морфологическими были всего 12 статей. Если же морфологические данные и встречались в работах других направлений, то они носили побочный фрагментарный характер.

Морфология позвоночных находится в несколько лучших условиях, чем беспозвоночных; но в большой мере это зависит от того, что морфологической специальностью частью считается и гистология, кафедры которой имеются во всех медицинских институтах и на биолого-почвенных факультетах университетов. Морфология позвоночных затрагивается иногда в специализированных направлениях; например, морфология

пород животных как составная часть экстерьера, возрастная морфология рыб в связи с рыборазведением и систематикой, наружная морфология насекомых по признакам систематического значения и др. Иногда появлялись отдельные статьи по вопросам экспериментальной морфологии (регенерация, пересадка органов внутренней секреции) или по цикличным жизненным процессам (например, половой цикл млекопитающих и др.).

Эти работы мало способствовали развитию морфологии животных как крупной зоологической специальности, и она явно отставала. Положение дела осложнялось еще и тем, что морфологические исследования требуют владения техникой микроскопической анатомии, умения реконструировать детали строения по сериям срезов, производить инъекции сосудистых систем, импрегнацию, прижизненную окраску, специальную обработку нервной ткани для микропрепаратов и т. д. Все эти методы, усваиваемые в порядке усидчивой и непрерывной лабораторной работы, отпадают или сводятся до элементарного минимума при полевых экологических работах, привлекающих к себе молодых специалистов, помимо их значения, проведением наблюдений и других исследований на лоне природы.

Озабоченная создавшимся положением, когда руководящие морфологи постепенно уходят со сцены, а подрост молодых специалистов оказывается явно малым, редакция Зоологического журнала решила один из номеров журнала посвятить работам различного морфологического характера.

Составление номера журнала морфологического характера являлось делом трудным и продолжительным. Если большинство работ по систематике можно было выбрать из наличного фонда текущей продукции, то для номера по морфологии, кроме использования морфологических работ, имевшихся в портфеле редакции, приходилось прибегать к заказу некоторых статей; выполнение их требовало дополнительного времени. Поэтому задуманный около полутора лет тому назад номер журнала по морфологии животных предлагается вниманию читателей лишь теперь. По просьбе редакции журнала, член редакции проф. Б. С. Матвеев взял на себя труд собирания и заказа необходимых статей, преимущественно по позвоночным, в дополнение к тем работам, которые были взяты из портфеля журнала.

Вниманию читателей предлагаются 22 статьи — из них шесть по беспозвоночным, остальные по позвоночным. Выполнены они 26 авторами. Восемь работ по позвоночным касаются морфо-физиологических вопросов, семь — эмбрионального развития позвоночных, остальные работы затрагивают различные вопросы морфологии (связь экологии с морфологией на конкретном материале, возрастные изменения, эволюция частей скелета и др.).

Хотя представленным материалом и не исчерпывается все основное разнообразие направлений морфологических исследований, тем не менее — в сочетании с систематическим номером журнала (№ 2, 1952) — публикуемые работы на обстоятельных примерах убеждают читателя в первостепенном значении морфологии, без нее немыслимы систематика и многие направления исследований как в самой зоологии, так и в сопредельных научных специальностях (экология, физиология, эволюционное учение и др.).

За время подготовки морфологического номера Зоологического журнала произошло важное событие — проведено совещание при Отделении биологических наук АН СССР, посвященное проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» акад. А. Н. Северцова. Прения развернулись вокруг основного доклада проф. Г. К. Хрущова «Критическая оценка эволюционной морфологии А. Н. Северцова и задачи современной морфологии животных».

Принятое решение и основные данные о совещании были через Бюро Отделения биологических наук АН СССР представлены в Президиум Академии наук; по докладу, сделанному на заседании Президиума проф. Г. К. Хрущовым, Президиум Академии принял 22 мая 1953 г. постановление, которое публикуется далее вместе с резолюцией совещания по проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова, проведенного 24—26 апреля 1953 г. Доклад проф. Г. К. Хрущева, сделанный на совещании, публикуется в Известиях Отделения биологических наук АН СССР; обзор выступлений на совещании будет напечатан в «Журнале общей биологии». Бюро Отделения биологических наук АН СССР, заслушав 12 мая 1953 г. доклад Е. Н. Павловского о состоявшемся совещании по вопросам морфологии животных, в порядке реализации резолюции совещания поручило комиссии (председатель акад. Е. Н. Павловский, зам. председателя проф. А. Н. Студитский и проф. Ю. А. Орлов) разработать предложения о конкретных путях дальнейшего развития советской морфологии животных. После обсуждения предложений на ученых советах институтов — Зоологического, Морфологии животных и Палеонтологии, представить их к 15 октября 1953 г. в Бюро Отделения биологических наук для утверждения.

Бюро Отделения сочло также необходимым организовать в 1954 г. совещание — дискуссию по вопросам эволюционной гистологии.

Самая идея создания морфологического номера Зоологического журнала предшествовала постановлению Президиума АН СССР о проведении совещания по проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова. Подготовка номера шла своим чередом; сдача номера в набор совпала с окончанием совещания. Естественно поэтому, что содержание этого номера осталось таким же, как оно готовилось к печати; в таком виде журнал и публикуется вместе с постановлением Президиума АН СССР и резолюцией совещания.

Редакция Зоологического журнала выпуском морфологического номера со своей стороны призывает к развитию морфологической специальности в зоологии и к поддержке обращения совещания к советским морфологам принять активное участие «в перестройке морфологии животных на основе передовой материалистической биологической науки».

Советская наука получила славное наследие от русской науки. Но, как правильно отмечено в резолюции совещания, имеется серьезное отставание морфологии от общего уровня и развития советской биологической науки.

Необходимо смело выдвинуть положение, что морфология принципиально равнозначна физиологии, ибо форма и функция организма неразрывно связаны друг с другом. Правильно направленная морфология является основой для построения материалистического мировоззрения и для борьбы с идеалистическими и метафизическими теориями морфологов за рубежом.

Усиление целенаправленного развития морфологии является насущной задачей.

Морфология необходима для систематики, для разработки проблемы вида и видообразования. Она необходима для экологии и в первую очередь для выявления приспособительного значения морфологических структур. Она нужна для сравнительной физиологии, для экспериментальных исследований самого разнообразного характера. Она необходима для мичуринской биологии и павловской физиологии. Она необходима для животноводства, для акклиматизации, рыбного хозяйства, рыборазведения; она необходима для энтомологии, для паразитологии. Она охватывает все этапы развития организма как эмбрионального, так и воз-

растного. Она необходима для изучения эволюции, начиная с доклеточных форм живого вещества, согласно новому клеточному учению О. Б. Лепешинской.

Морфологи могут и должны выявить подходящие объекты фауны для наблюдения морфологических изменений, которые произойдут в связи с приспособлением животных к новым измененным условиям существования, хотя бы для этих наблюдений потребовалось два поколения наблюдателей.

Эти работы обязательно с самого начала комплексировать с исследованиями физиологов и биохимиков.

Совершенно очевидна необходимость укрепления и развития, а кое-где даже возрождения работ по морфологии. С этим неотделимо связаны подготовка кадров морфологов, внедрение морфологических работ в планы научных исследований. В научных учреждениях должна проводиться разработка направлений морфологических исследований. Конкретные предложения и мнения предлагается направлять в Отделение биологических наук АН СССР, в Комиссию по морфологии животных и в редакцию Зоологического журнала, страницы которого всегда будут открыты для статей по морфологии животных.

Но мы ни на минуту не должны упускать из виду основную целенаправленность развития морфологии как мичуринской биологической науки, преследующей, в единении с павловской физиологией, цель приложения своих достижений к потребностям народного хозяйства и здравоохранения.

Советские морфологи призваны преодолеть, отбросить то, что тянет их назад. Советские морфологи должны построить действенную теорию советской морфологии, исходя из основ марксизма-ленинизма и принципов единственно правильной мичуринской биологии.

Перед морфологами, согласно постановлению, принятому XIX съездом партии, стоит широкая перспектива поднять нашу науку на высокий уровень. Морфологи должны стать по своей прямой специальности достойными участниками в деле построения коммунистического общества.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ПРЕЗИДИУМ АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР

ПОСТАНОВЛЕНИЕ

от 22 мая 1953 г. № 251

г. Москва

Об итогах совещания, посвященного проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова

Заслушав доклад проф. Г. К. Хрущова об итогах проведенного Отделением биологических наук 24—25 апреля 1953 г. совещания, посвященного проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова, Президиум Академии наук СССР отмечает большое значение осуществленного совещанием критического пересмотра теоретических воззрений А. Н. Северцова, имевших широкое распространение в области морфологии животных.

Совещание констатировало серьезное отставание морфологии от общего уровня советской биологической науки, успешно развивающейся на основе мичуринской биологии, павловской физиологии и новой клеточной теории. Совещание показало, что до настоящего времени многие разделы морфологии животных далеки от запросов практики коммунистического строительства и мало содействуют разработке основных проблем советского творческого дарвинизма. Отсутствие творческих дискуссий и борьбы мнений по основным проблемам морфологии привело к серьезным разногласиям в оценке существующих теорий, в частности «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова. Советские морфологи еще совершенно недостаточно разоблачают господствующие в капиталистических странах идеалистические реакционные теории в морфологии, оказывающие влияние на отдельных ученых нашей страны.

Часть советских ученых, вместо серьезного пересмотра основ морфологии, некритически переоценивает труды некоторых морфологов, объявляя развиваемые ими концепции полностью созвучными мичуринско-павловской биологической теории. К числу идейных предшественников И. В. Мичурина некоторые ученые ошибочно относят А. Н. Северцова.

В нашей учебной, научной и научно-популярной литературе за последние годы появилось немало оценок А. Н. Северцова, как последовательного материалиста. Его теория «ароморфоза», теория «филэмбриогенеза», так называемая «эктогенетическая теория» и другие теоретические представления положительно расцениваются в ряде учебников и пособий. Эти оценки не вскрывают коренные ошибки А. Н. Северцова, показывают значение его работ в неправильном свете и создают видимость благополучия с развитием материалистической теории в морфологии.

Первая философская оценка воззрений А. Н. Северцова, положившая начало представлению о Северцове, как о стихийном диалектике-материалисте, была сделана А. М. Дебориным не с позиций марксизма, а с ложных позиций меньшевиствующего идеализма. Эта оценка, продолжающая хождение в нашей научной, учебной и популярной литературе, должна быть решительно отвергнута как ненаучная и дезориентирующая морфологов.

А. Н. Северцов, в отличие от своих великих современников К. А. Тимирязева, И. В. Мичурина и И. П. Павлова не сумел правильно решить основной вопрос биологической науки об отношении организма и условий его существования. Он некритически принимал идеалистическую вейсманистскую трактовку этого вопроса и в ходе развития своих воззрений все более и более отрицательно оценивал доказательства прямого влияния условий внешней среды на организм и наследования свойств, приобретаемых организмами под влиянием условий жизни.

Вследствие неправильного понимания основной проблемы биологической науки неверными являются позиции А. Н. Северцова и в других общих проблемах биологии: проблемах отношения между индивидуальным и историческим развитием, проблемах закономерностей эволюционного процесса и др. Именно вследствие непонимания отношения организма и условий жизни А. Н. Северцов не мог не только решить, но даже поставить в морфологии животных ни одного вопроса для практики народного хозяйства.

Совещание показало, что теоретические воззрения А. Н. Северцова как неодарвинистские, не могут быть теоретической основой морфологических исследований на мичуринско-павловском этапе развития биологии.

Научное значение сохраняют труды А. Н. Северцова по вопросам сравнительной анатомии и эмбриологии позвоночных животных и его конкретные исследования по филогении низших позвоночных. Совещание наметило также основные пути дальнейшего развития морфолого-зоологических исследований в свете требований, выдвигаемых передовой советской биологией и практикой коммунистического строительства.

Совещание отметило, что морфология животных как отрасль зоологии, изучающая форму, строение и развитие животных организмов, имеет все условия для плодотворного развития и решения важных проблем социалистического народного хозяйства и здравоохранения.

Совещание выдвинуло в качестве главной задачи всех разделов морфологии животных прямое и непосредственное участие в дальнейшей разработке принципов мичуринской биологии и павловской физиологии. На основе всемерного укрепления связи с практикой социалистического сельского хозяйства, звероводства и рыбоводства, с теорией и практикой здравоохранения, на основе широкого развертывания экспериментального метода морфология животных должна непосредственно включиться в разработку проблем единства форм и функции, единства организма и среды, наследования приобретаемых свойств, адэкватной изменчивости и других проблем, выдвигаемых материалистической биологией и практикой коммунистического строительства.

Совещание показало, что только на пути конкретной разработки проблем материалистической биологии морфология животных сможет полноценно выполнить задачу вскрытия объективных законов индивидуального и исторического развития животных — одной из важнейших проблем биологической науки.

Президиум Академии наук СССР постановляет:

1. Утвердить резолюцию совещания (приложение).

2. Поручить Бюро Отделения биологических наук обсудить вопрос об улучшении работы Института морфологии животных им. А. Н. Северцова и о конкретных путях дальнейших исследований в области морфологии животных в свете решения и материалов совещания и организо-

вать в 1954 г. совещание по проблемам гистологии и критическому пересмотру «эволюционной гистологии» А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина.

3. Считать необходимым широко осветить итоги совещания в биологических журналах АН СССР.

Президент Академии наук СССР
академик *А. Н. Несмеянов*

Главный ученый секретарь
Президиума Академии наук СССР
академик *А. В. Топчиев*

РЕЗОЛЮЦИЯ

научного совещания, посвященного проблемам современной морфологии животных и критической оценке «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова

24—26 апреля 1953 г.

Заслушав и обсудив доклад проф. Г. К. Хрущова «Критическая оценка «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова и задачи современной морфологии животных», совещание, созванное Отделением биологических наук Академии наук СССР, констатирует серьезное отставание морфологии от общего уровня советской биологической науки, успешно развивающейся на основе мичуринской биологии, павловской физиологии и новой клеточной теории. До настоящего времени многие разделы морфологии животных далеки от запросов практики коммунистического строительства и мало содействуют разработке основных проблем советского творческого дарвинизма. Отсутствие творческих дискуссий и борьбы мнений по основным проблемам морфологии привело к серьезным разногласиям в оценке существующих в морфологии теорий, в частности «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова. Советские морфологи еще совершенно недостаточно разоблачают идеалистические реакционные теории в морфологии, господствующие в капиталистических странах.

На основе свободной творческой дискуссии, вскрывшей крупные ошибки и недостатки теоретических построений А. Н. Северцова, а также определившей некоторые перспективы перестройки морфологии на основе мичуринской биологии, павловской физиологии и новой клеточной теории, совещание постановляет:

1. Одобрить в основном доклад Г. К. Хрущова, представленный совещанию.

2. Просить Бюро Отделения биологических наук опубликовать:

а) доклад Г. К. Хрущова;

б) основные материалы совещания (обзор выступлений и резолюцию совещания).

3. Просить Бюро ОБН на основе материалов совещания разработать предложения об улучшении работы Института морфологии животных им. А. Н. Северцова как ведущего учреждения, разрабатывающего проблемы морфологии, и о конкретных путях дальнейшего развития советской морфологии.

Совещание призывает советских морфологов к дальнейшему критическому пересмотру теорий, получивших распространение в морфологии, в частности «эволюционной морфологии» А. Н. Северцова, «эволюционной гистологии» А. А. Заварзина и др. Совещание призывает советских морфологов к активному участию в перестройке морфологии животных на основе передовой материалистической биологической науки.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

Morphology and development of the tobacco thrips.

МОРФОЛОГИЯ И РАЗВИТИЕ ТАБАЧНОГО ТРИПСА

А. Б. ЛАНГЕ и Г. М. РАЗВЯЗКИНА

Кафедра энтомологии Биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Московская станция защиты растений

Табачный трипс Thrips tabaci Lind.— один из обычнейших вредителей табака и махорки, широко распространенный в южных районах возделывания этих культур. Повреждая эпидермис листьев и высасывая сок, трипсы, как известно, сильно снижают сортовые качества табаков, а кроме того, причиняют и косвенный вред этой ценной культуре, передавая некоторые вирусные заболевания. Табачный трипс, как вредитель табаководства, давно привлекал внимание энтомологов, и к настоящему времени накопилась большая отечественная и иностранная литература по его биологии и мерам борьбы с ним. Однако ряд сторон биологии табачного трипса все же изучен недостаточно, а с морфологической стороны развитие этого насекомого достаточно детально еще никем не исследовалось, хотя в литературе и имеется несколько кратких описаний фаз его развития [11, 20].

Пробелы в наших знаниях о табачном трипсе стали особенно ощутимы в самое последнее время, когда был установлен факт переноса этим насекомым очень серьезного вирусного заболевания махорки — так называемого верхушечного хлороза — в ряде районов, где возделывается эта ценнейшая культура [8, 9]. Сложная вирусологическая методика исследования верхушечного хлороза потребовала более точных знаний о цикле развития и ряде интимных сторон биологии насекомого — переносчика вируса, в частности точной диагностики не только фаз развития табачного трипса, но и более дробных возрастных состояний. С этой целью и была предпринята настоящая работа, которая ставит своей основной задачей детальное морфологическое изучение жизненного цикла табачного трипса и анализ возрастных отличий у этого насекомого.

Наряду с практическими задачами изучение Thysanoptera имеет и научный интерес, так как развитие этой своеобразной группы насекомых еще очень мало исследовано, а систематика строится без учета онтогенетических данных. До сих пор нет ясности и в вопросе о самом характере превращения у трипсов, которое одними авторами рассматривается как неполное [4, 13], другими же — как нечто подобное голометаболии других насекомых [20, 21]. При этом даже немногие имеющиеся литературные данные показывают, что причина такой неясности кроется, помимо малой изученности трипсов, еще и в большом разнообразии их жизненных циклов, в том, что Thysanoptera дают целый ряд переходов от более примитивных форм развития к более специализованному своеобразному метаморфозу. В этой связи нам хочется вспомнить нашего учителя, профессора Московского университета, ныне покойного, Алексея Алексеевича Захваткина, который в своих замечательных лекциях по эмбриологии насекомых не раз отмечал большой сравнительно-онтогенетический интерес трипсов и научную перспективность их изучения для решения вопроса о происхождении типов развития насекомых.

Материалом для настоящей работы послужили сборы трипсов, произведенные на Лохвицкой опытной станции Всесоюзного института табака и махорки в Полтавской области в 1951—1952 гг. Биологические наблюдения велись частью в дикой природе и на плантациях махорки, частью на лабораторной культуре трипсов. Для изучения нимфального развития, протекающего в почве, применялась специальная методика, описанная ниже. При микроскопировании трипсы заключались в постоянные препараты, в гуммиарабиковую смесь, обычно применяемую при изучении клещей. Все рисунки изготовлены при помощи рисовального аппарата. Тонкие детали строения трипсов изучались при помощи глубинных масляных иммерсионных систем на тотальных препаратах.

Табачный трипс зимует, как известно, в имагинальной фазе в почве на глубине 5—7 см, а также в скоплениях растительных остатков на полях. В литературе отмечены единичные случаи зимовки личинок [15]. В районе, где проводилась работа, выход трипсов с зимовки наблюдался в последней декаде апреля (1951 г.) и в начале мая (1952 г.), причем самцы выходили несколькими днями позже самок. Перезимовавшие трипсы перед откладкой яиц нуждаются в дополнительном питании. В наших условиях дополнительное питание проходило главным образом на сорняках (чертополох, дикая герань, яснотка, лопух, гулявник), где в течение мая развивалась основная масса первой генерации трипсов. В 1951 г., в связи с ранней весной и ранними сроками высадки махорки, дополнительное питание перезимовавших трипсов и развитие первой генерации проходило также и на махорке. Общее число генераций в районе работы точно установить не удается, так как генерации, особенно летом, накладываются одна на другую, но, повидимому, трипсы дают не менее пяти поколений в сезон. Интересно отметить, что спаривания трипсов нам ни разу наблюдать не удавалось, хотя в популяциях всегда присутствовали самцы, правда, в гораздо меньшем количестве, чем самки. В литературе [18, 19] у табачного трипса отмечен партеногенез, возможно, имевший место и в нашем случае.

Яйца откладываются самкой в палисадную ткань листа при помощи яйцеклада. Яйца почковидной формы, молочно-стекловидные, с гладким прозрачным хорионом, 0,20—0,25 мм в длину. Эмбриональное развитие длится, в зависимости от температуры, от 3 до 10 дней [3, 15].

Личинка I возраста в момент выхода из яйца достигает 0,25—0,3 мм в длину, увеличиваясь в дальнейшем при насасывании сока до 0,48—0,51 мм. Личинка, беловатая в момент вылупления, затем приобретает желтоватую окраску, за счет образования гиподермального пигмента под кутикулой. Тело личинки удлиненное, но не такое стройное, как в последующих возрастах (рис. 1). Покровы очень тонкие, перепончатые, собранные в сложную систему складок, расправляющихся при насасывании сока растения и росте личинки. Кутикулярные складки снабжены рядами мельчайших хетоидов, придающих покрову бóльшую прочность. Более плотной гладкой кутикулой образован лишь скелет головы и частично переднегруди, а также придатков. Наиболее уплотненные части (ротовые органы, плейральные складки груди, тазики, основания бедер и голени, коготки, членики усиков и др.) имеют на препаратах желтовато-дымчатую окраску. На теле и придатках имеется набор игольчатых осязательных щетинок, которые отличаются большим постоянством числа и положения (так называемый ортотрихический тип осязательного вооружения покровов).

Голова относительно крупная, гипогнатическая, направленная косо вниз и назад, так что сверху видна только ее теменная и затылочная часть. Черепная капсула прямоугольная с округленными углами, широко сочлененная с переднегрудью коротким перепончатым шейным отделом, так что подвижность головы относительно невелика. На черепе имеется 9 пар мелких игольчатых щетинок, расположение и номенклатура кото-

рых даны на рис. 24. По бокам головы, в верхней ее части, расположены глаза, состоящие каждый из 4 фасеток с просвечивающим под ними карминно-красным пигментом. Простые глаза отсутствуют. Усики относительно очень крупные (рис. 1, 13), прикрепляются на выступающем теменном крае головы и всегда направлены вперед. Они состоят из типичных 7 члеников, из которых I (scapus) короткий, цилиндрический,

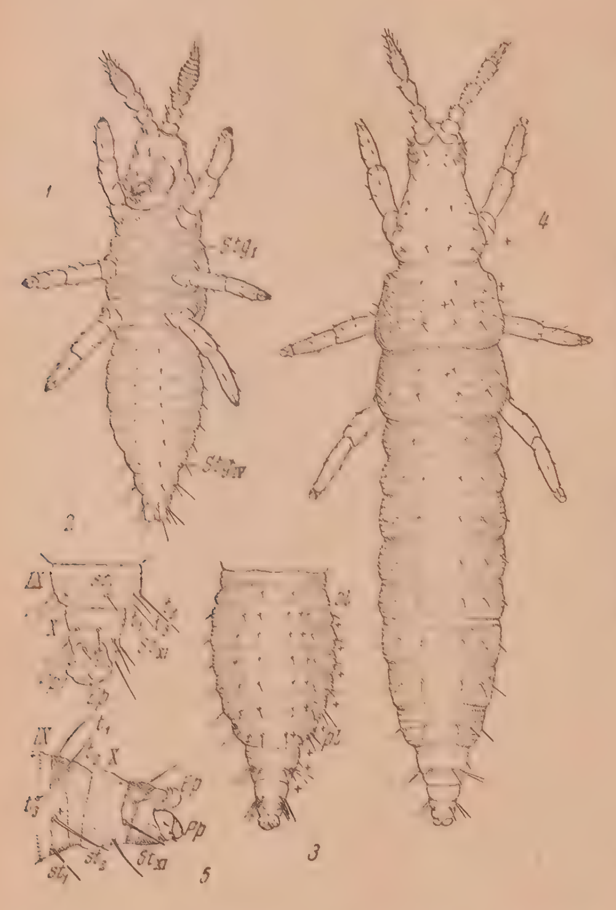


Рис. 1. Личинка I вскоре после вылупления из яйца, вид снизу и несколько сбоку. — Рис. 2. Конец брюшка личинки I снизу. — Рис. 3. Брюшко личинки II снизу. — Рис. 4. Личинка II (женская) перед линькой, вид сверху. — Рис. 5. Конец брюшка личинки II сбоку

Stg_{I}, Stg_{IV} — стигмы; *Ep* — эпипрокт; *Pp* — парапрокты; щетинки: $t_1 - t_2$ — тергальные, *pl* — плейральные, $st_1 - st_2$ — стернальные; St_{XI} стернит XI сегмента брюшка. Римскими цифрами обозначены порядковые номера брюшных сегментов; + — щетинки, впервые появляющиеся у личинки II

II (pedicellus) заметно расширен в средней части — бочонковидный. Остальные членики усика, образующие жгутик (flagellum), постепенно суживаются к концу; короткий вздутый III членик прикреплен к II узкой ножкой, так что весь жгутик обладает большой подвижностью; IV членик — самый крупный, бокаловидный, V и VI — маленькие, короткие, цилиндрические, концевой — палочковидный. Усики вооружены постоянным набором игольчатых щетинок и разнообразных по форме тонкостенных сенсилл, расположение которых видно на рис. 13. Обозначая суммарное число щетинок на члениках с I по VII и прибавляя к ним число сенсилл *S*, можно дать следующие формулы вооружения усиков: 2,5+1*S*, 4+1*S*, 4+2*S*, 3+1*S* 3+1*S*, 4. Помимо описанных органов чувств, III и IV членики покрыты мелкими хетоидами, образующими на III членике 4 кольцевых ряда, а на IV — 6 рядов. Ротовой аппарат с самого начала имеет строение, в общем вполне типичное для Terebrantia, и очень сходен с имагинальным, отличаясь у личинки лишь соответственно меньшими размерами. Деталей строения его хитиновых частей мы коснемся

ниже, при описании имаго, а сейчас приводим для сравнения лишь размеры его частей у личинки I возраста (рис. 22).

Грудной отдел относительно крупный. Несколько суженная кпереди переднегрудь явственно отграничена от среднегруди кольцевой складкой. Ее тергальная часть образована гладкой кутикулой и несет 6 пар щетинок. Средне- и заднегрудь ясно обособлены и довольно сходны по строению; они вооружены сверху соответственно 5 и 4 парами щетинок. Покровы этого отдела целиком перепончатые, укрепленные рядами хетоидов, и лишь эпимеры, эпистерны и плейральные складки несколько уплотнены. Характерно, что на средне- и заднеспинке в тех местах, где у нимф образуются крыловые придатки, среди правильных рядов хетоидов имеется по паре овальных площадок гладкой кутикулы, которые можно назвать крыловыми зеркальцами (рис. 4). В передних углах среднегруди располагаются крупные грудные стигмы; каждая стигма открывается на вершине выступающего перепончатого основания и окружена хитиновым кольцом.

Рис. 6. Пронимфа (нимфа I) сверху. — Рис. 7. Ротовой аппарат пронимфы сбоку.—Рис. 8. Концевые сегменты брюшка женской пронимфы снизу.— Рис. 9. То же мужской пронимфы

G_{VIII}, $_{IX}$ — гоноподии VIII и IX сегментов, *Mx* — максиллы, *Lbr* — верхняя губа, *Lb* — нижняя губа. Обозначения щетинок, как на рис. 2, 3, 5

Ноги короткие, коренастые, относительно очень гомономные. Тазики небольшие, полушаровидные, широко соединенные с телом; вертлуги очень маленькие, цилиндрические. Бедра и голени примерно одинакового размера, крупные, несколько уплощенные в спинно-брюшном направлении. Лапки одночленистые, отделенные от голени едва заметным швом, с типичным устройством претарзуса.

Формулы осязательного вооружения ног следующие:

	Тазик	Вертлуг	Бедро	Голень	Лапка
Ноги I	4	4	10	8	6
„ II	4	3	8	7	6
„ III	4	3	8	7	6

Кроме щетинок, на всех ногах в области сочленения вертлуга с бедром имеются группы ампуловидных сенсилл.

Брюшко относительно небольшое, состоит из 11 сегментов, которые, начиная с VII, суживаются к концу. Покровы сегментов целиком перепончатые, с правильными кольцевыми рядами хетоидов (по 7—9 рядов на каждом); только IX и трубчатый X сегменты имеют развитые небольшие тергиты. XI сегмент очень мал, но обладает развитым стернитом (рис. 2). Членики брюшка с II по X вооружены каждый 4 парами небольших игольчатых щетинок — 3 парами тергальных (t_1—t_3) и I парой стернальных (st_1). I сегмент снабжен лишь 2 парами тергальных щетинок. Щетинки концевых сегментов заметно длиннее прочих. Анальное отверстие прикрыто снизу перепончатыми парапроктами, а сверху эпипроктом; парапрокты несут по 4 крошечные щетинки, а эпипрокт — 1 пару. По бокам VIII сегмента располагаются брюшные стигмы, по строению очень сходные с грудными, но меньшего размера.

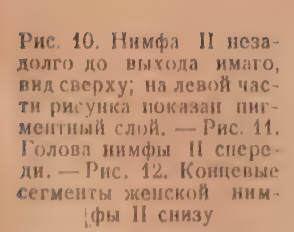
Личинки I возраста, как и другие активные фазы, питаются преимущественно на нижней поверхности листьев и начинают питаться обычно через несколько часов после вылупления из яйца. По нашим наблюдениям, питание личинок продолжается почти беспрерывно в течение 3—4 дней, после чего наступает линька. Линька происходит обычно очень быстро, в течение нескольких минут. Следует отметить, что нам приходилось наблюдать линьку личинок без предварительного питания, причем в этом случае срок существования личинки I бывает сокращен до 1—2 дней. Повидимому, это есть единственный признак половой дифференциации у личинок I, и не питающиеся личинки дают в дальнейшем самцов. Это тем более вероятно, что у личинок II возраста уже наблюдается явственная половая дифференциация, обнаруживающаяся в размерах и пропорциях. Однако для окончательной проверки нашего предположения необходима постановка специальных опытов по выяснению роли питания в определении пола у трипсов.

Личинка II возраста после линьки достигает 0,5—0,6 мм. В морфологическом отношении она очень сходна с предыдущей (рис. 3, 4, 5). Почти полностью повторяется строение покрова и моделировка элементов скелета. Однако внимательное микроскопическое изучение позволяет установить ряд тонких, но очень стойких морфологических отличий у личиночных возрастов табачного трипса. Наиболее четкие возрастные отличия дает хетотаксия туловища. Именно, у личинок II на III—VIII сегментах брюшка всегда имеется по добавочной паре стернальных и плейральных щетинок (рис. 3). Вооружение груди также пополняется постоянным числом щетинок. На переднегруди появляется добавочная пара плейральных щетинок, на среднегруди — 3 пары тергальных, на заднегруди — 1 пара тергальных щетинок. Кроме того, на средне- и заднегруди появляется по 2 пары стернальных щетинок, располагающихся поперечными рядами перед тазиками ног. Хетотаксия головы и ее придатков, а также концевых сегментов брюшка и ног остается практически почти неизменной, если не считать нескольких очень мелких добавочных щетинок, появляющихся на тазиках, вертлугах и в основании бедер.

Продолжительность II личиночного возраста такая же, как и I, и, по нашим данным, составляет 3—4 дня. Однако в течение этого времени личинка II питается и растет несравненно интенсивнее, чем I, достигая к концу своего существования 0,74—1,1 мм, т. е. почти размеров взрослого насекомого. Такой гипертрофический рост испытывает главным образом туловище личинки, одетое складчатой кутикулой, способной сильно увеличиваться по площади. Голова, усики, ноги, а также концевые сегменты брюшка, покрытые более плотной кутикулой, напротив, почти не увеличиваются в размерах, благодаря чему к концу II возраста пропорции насекомого резко меняются (рис. 4). В процессе

питания желтоватая окраска личинки усиливается за счет развития дополнительного пигмента. Характерно, что у личинок II, особенно к концу их роста, наблюдается явственная половая дифференциация. Именно, мужские личинки (превращающиеся в дальнейшем в самцов) заметно мельче женских (0,74—0,88 мм) и обладают более узким, стройным телом.

На 4—5-й день личинки II, окончившие питание, покидают кормовое растение и спускаются в почву, где превращаются в нимф. Благодаря



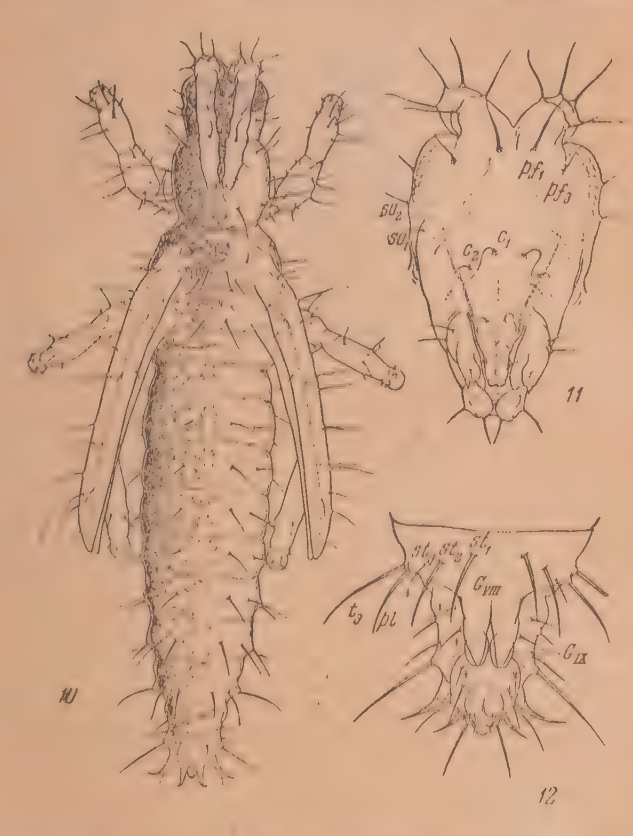


Рис. 10. Нимфа II незадолго до выхода имаго, вид сверху; на левой части рисунка показан пигментный слой. — Рис. 11. Голова нимфы II спереди. — Рис. 12. Концевые сегменты женской нимфы II снизу

G_{VIII}, G_{IX} — гоноподии; щетинки: pf_1—pf_3—заднелобные, c_1 — c_2 — клипеальные, so_1 — so_2 — подглазные; прочие обозначения, как на рис. 2, 3, 5

мелким размерам отыскать личинок и нимф в почве в полевых условиях очень трудно. Поэтому для изучения нимфального периода развития трипсов нами была разработана специальная методика. В химические пробирки насыпалось 5—6 см^3 почвы, на которую помещался лист просвирника (Malva sp.) с частично обрезанной пластинкой и длинным черешком. В пробирку на лист подсаживалось по 50—100 личинок трипса, для которых просвирник оказался прекрасным кормовым растением. По мере подсыхания просвирника в пробирки помещались новые листочки, на которые вскоре переходили трипсы. Затем подсохшие листочки удалялись. Через некоторое время все личинки спускались по черешку листа в почву, где превращались в нимф. Часть личинок концентрировалась между частичками почвы у стенок пробирки, так что можно было наблюдать процесс их превращения в нимф и все дальнейшее развитие до выхода имаго.

Личинки II спускается в почву обычно на глубину до 5—6 см, используя при этом пространства между частичками почвы. Затем, расположившись в одной из трещинок почвы вертикально, головой вверх, личинка становится неподвижной и довольно быстро, обычно в течение суток,

превращается в нимфу I возраста, или пронимфу. Превращение в пронимфу влечет сильную перестройку всей организации трипса, который проводит нимфальный период развития скрыто, в условиях влажного почвенного воздуха, в почти неподвижном состоянии и в это время не питается.

Пронимфа (рис. 6) достигает 0,84—1,02 мм. Тело и придатки одеты тончайшей однородной гладкой кутикулой и имеют более обобщенные, чем у личинки, как бы сглаженные формы. Голова более крупная, широко слитая с переднегрудью. Черепная капсула столь же тонка, как и остальные покровы. Ее вооружение такое же, как у личинок, но щитинки в большинстве длиннее. Глазные фасетки отсутствуют, но красные пигментные пятна глаз крупные, хорошо заметные. Усики толстые, короткие, со сглаженными границами члеников, направленные в стороны, несколько вверх и назад. Их вооружение заметно обеднено и может быть представлено формулой: 1, 4, 0, 4, 1, 1, 3. Некоторые из щетинок длинные, игольчатые, изогнутые, другие крошечные, сидящие на небольших сосочках (рис. 15). Оформленные сенсиллы отсутствуют.

Ротовой аппарат имеет своеобразное строение. Все его части мягкие, перепончатые; заметно склеротизованы лишь задняя стенка верхней губы и часть гипофаринкса. Форма и осязательное вооружение частей ротового аппарата видны на рис. 7.

Членистость груди и брюшка сильно сглажена; несколько более обособлена лишь переднегрудь. Осязательное вооружение туловища по составу и топографии такое же, как у личинки II, но щетинки в большинстве более длинные, тонкостенные, сидящие на небольших перепончатых возвышениях. Ноги со сглаженными границами члеников, с короткими лапками, которые лишены коготков и оканчиваются маленькими пузыревидными вздутиями. Вооружение ног обеднено по сравнению с личиночным, но не в такой степени, как вооружение усиков. Передне- и среднегрудь снабжены у пронимфы крыловыми зачатками. Они имеют форму языковидных лопастей, отходящих расширенным основанием от заднебоковых углов тергальной части грудных сегментов, и достигают концами II—III сегмента брюшка. Передние крыловые зачатки вооружены каждый 5 длинными щетинками, соответствующими тергальным щетинкам среднеспинки у личинок. Задние придатки лишены щетинок.

Очень характерно устройство концевых сегментов брюшка. Генитальные сегменты — VIII и IX — несут снизу по паре зачатков гоноподий, в строении которых обнаруживается отчетливый половой диморфизм. У женских пронимф передняя пара гоноподий имеет вид сближенных по средней линии мешочков, а задняя — вид небольших складок, разделенных швом (рис. 8). У мужских пронимф имеются образования, несомненно гомологичные гоноподиям: передние их зачатки представлены небольшими перепончатыми складками на заднем краю VIII сегмента, а задние — одной складкой на IX сегменте (рис. 9). Замечательно строение 2 пар тергальных щетинок IX сегмента, которые превращены в крупные, сильно склеротизованные, кинжаловидные изогнутые образования, служащие, очевидно, упорами, на которых нимфа покоится в вертикальном положении. Наконец, следует отметить, что трахейная система здесь развита гораздо слабее, чем у личинок, грудные стигмы относительно очень малы, а брюшные почти полностью редуцированы

Развитие пронимфы длится 3—4 дня, после чего она превращается в нимфу II возраста, называемую обычно просто нимфой.

Нимфа II по общему облику довольно сходна с предыдущей, но обладает и рядом отчетливых морфологических отличий (рис. 10). Тело в среднем несколько крупнее — 0,84—1,16 мм. Голова (рис. 11) более явственно обособлена от переднегруди. Очень характерно строение усиков. Они сильно увеличены по длине, с почти исчезающими границами члеников и всегда закинуты назад, достигая концами середины передне-

спинки. Их вооружение почти не изменяется в составе, но щетинки резко дифференцированы по величине, причем часть из них сидит на крупных перепончатых сосочках (рис. 16). Грудь по форме и пропорциям сходна с пронимфальной, но крыловые придатки сильно увеличены, достигая концами V сегмента брюшка. Вооружение передних крыловых придатков пополнено до 20—22 щетинок, в расположении которых наблюдается некоторое непостоянство. Задние крыловые придатки попрежнему лишены щетинок. Ноги относительно длиннее, чем у пронимфы, с крупными тарзальными пузырьками и дифференцированным вооружением.

Заметные морфологические изменения происходят в концевой части брюшка. Половой диморфизм нимф, помимо общих размеров и пропорций тела, очень четко обнаруживается в строении гоноподий. У женских нимф половые придатки VII сегмента имеют вид крупных заостренных перепончатых выростов, а придатки IX сегмента — вид вздутых мешков (рис. 12). У мужских нимф гомологи гоноподий сохраняют вид небольших поперечных складок. Несколько изменяется состав щетинок на концевых сегментах брюшка, что видно на рисунке. Осязательное вооружение на других сегментах туловища остается сходным по составу с пронимфальным, но щетинки в большинстве длиннее.

Внутренние картины метаморфоза у нимф трипсов нами специально не изучались, но относительно большой объем морфологических преобразований в течение развития, особенности биологии нимф, а также то, что тело нимф в межлиночные периоды бывает заполнено жидким содержимым, почти целиком вытекающим при проколе кутикулы, свидетельствуют о гистолитическом характере метаморфоза трипсов [1].

Как уже отмечалось, по своей биологии нимфы сильно отличаются от остальных фаз развития трипсов. Они не питаются и, если их не потревожить, остаются в почве почти неподвижными. Лишь в момент линек, сбрасывая шкурку, они проделывают характерные кивающие движения. Однако потревоженные нимфы способны активно передвигаться, обнаруживая при этом, в отличие от других фаз, резкий отрицательный фототаксис и тотчас укрываясь от света между частичками почвы. Характерна и большая чувствительность нимф к высыханию. Извлеченные из почвы, они гибнут на воздухе через несколько часов.

Обычно уже на 3—4-й день нимфа II становится буровато-желтой, так как к этому времени под тончайшей нимфальной кутикулой начинают образовываться имагинальный скелет и гиподермальный пигмент. После сбрасывания нимфальной шкурки (на 4—5-й день) взрослые трипсы некоторое время остаются в почве, пока не уплотнятся их покровы, а затем активно выбираются на поверхность и отыскивают кормовые растения.

И м а г о. Превращение в имаго связано с глубокой перестройкой организации трипса — оформлением плотного расчлененного скелета и сложного осязательного вооружения тела и придатков, функционирующего ротового аппарата, фасеточных и простых глаз, усиков и ног имагинального типа, развитием функционирующих крыльев, наружного полового аппарата и т. д.

Голова взрослого трипса (рис. 18) одета хитиновой капсулой, которая состоит, как и другие скелетные элементы тела и придатков, из плотной желтоватой кутикулы, покрытой сложной системой полигональных бороздок. По затылочному и щечным краям черепа тянется узкое утолщение, ясно ограничивающее головную капсулу сзади и с боков. Лоб переходит спереди в широкий постклипеус и образован более гладким и тон-

---

[1] Вскоре после сдачи в печать настоящей статьи студенткой МГУ Н. Дербеновой в порядке выполнения дипломной работы было проведено гистологическое изучение развития табачного трипса, полностью подтвердившее наличие у этого насекомого довольно обширного, хотя и мозаичного, гистолиза в течение нимфального периода развития.

ким хитином, чем затылочно-теменная часть и щеки. Тенториальные ямки с эндоскелетными утолщениями под ними хорошо заметны. Левое из них соединяется узким хитиновым тяжом с краевым утолщением, ограничивающим снизу левую щеку и постклипеус, а правое обособлено, так что передний край черепа асимметричен. Усики сближены основаниями и, как у личинок, состоят из хорошо обособленных 7 члеников, но они много длиннее, более гибки, имеют иную форму и заметно пополняются по вооружению (рис. 17). Формула воооружения усиков: 6, $7+1S$,

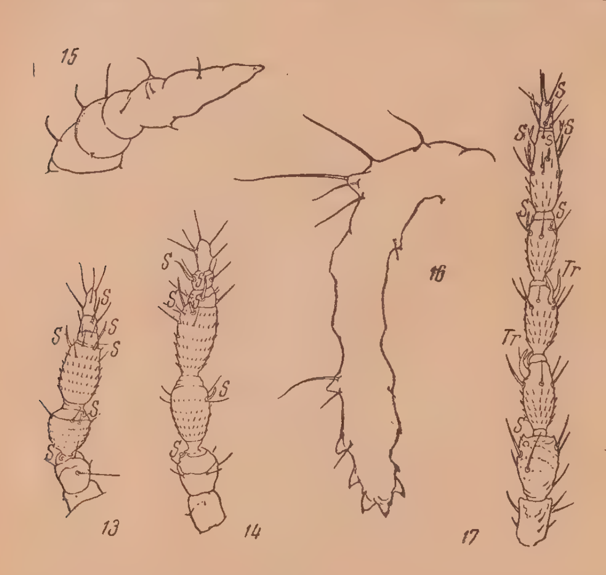


Рис. 13. Правый усик личинки I сверху. — Рис. 14. То же личинки II сбоку. — Рис. 15. Правый усик пронимфы сверху. — Рис. 16. То же нимфы II сбоку. — Рис. 17. Левый усик самки сбоку

S — сенсиллы; *Tr* — трихомы

$5+2S$, $5+2S$, $6+2S$, $12+3S$, $9+1S$. Замечательно, что на III и IV члениках на месте простых личиночных сенсилл у имаго возникают очень своеобразные крупные двойные хеморецепторы, называемые у трипсов трихомами (рис. 17, *Tr*). II—VI членики покрыты, кроме того, рядами длинных игольчатых хетоидов. По бокам верхней части головы располагаются относительно крупные сложные глаза, состоящие каждый более чем из 50 фасеток; пигмент глаз темномалиновый, почти черный. Между сложными глазами имеется возвышение, несущее 3 простых глаза, каждый из которых состоит из куполовидной линзы и пигментированного бокала под ней. Вооружение черепа заметно обогащено, но сохраняет ортотрихию. Межглазных щетинок, как и у личинки, 2 пары, а количество заглазных и подглазных увеличивается суммарно до 10 пар, и они образуют поперечный ряд, спускающийся по бокам на щеки (рис. 18, *so*). Кроме того, на каждой щеке имеются 4 дополнительные щетинки имагинального происхождения (*g*). Вооружение лба пополнено 3 парами заднелобных щетинок ($pf_1 - pf_3$) и парой переднелобных (af_2); клипеальных щетинок сохраняется 2 пары. Постоянный набор щетинок имеется и на глазах между фасетками.

Ротовой аппарат типичного для Terebrantia строения и сходен с личиночным (рис. 24), но его части у имаго значительно крупнее и сильнее склеротизованы (рис. 19, 20, 21, 22, 23, 24). Здесь мы кратко коснемся лишь устройства его хитиновых частей. Передняя стенка крупного ротового конуса образована асимметричной желобчатой верхней губой (*Lbr*), форма и вооружение которой видно на рисунках. Ее конец сильно уплотненный, дымчато-черный и имеет форму почти целиком замкнутого кольца (с узкой щелью лишь сзади), в котором движутся максиллярные стилеты и левая мандибула (*Lc*, *Mds*). Дистальный участок этого кольца сужен и вооружен розеткой упругих щетинковидных выростов, служащих

очевидно, упором при проколе листа. Верхняя губа причленяется к головной капсуле посредством перепончатого антеклипеуса (рис. 18, *Ac*). Из мандибул у трипсов, как известно, функционирует только левая. Она состоит из крупного основания и длинного желтоватого стилета (рис. 22, *Md*.). Правая мандибула недоразвита, но имеются ее рудименты, в виде небольшого склерита, расположенного справа между основанием верхней губы и концом постклипеального утолщения и, повидимому, частично гомологичного основанию правой мандибулы. Судя по устройству правого края верхней губы, дистальная часть правой мандибулы входит в

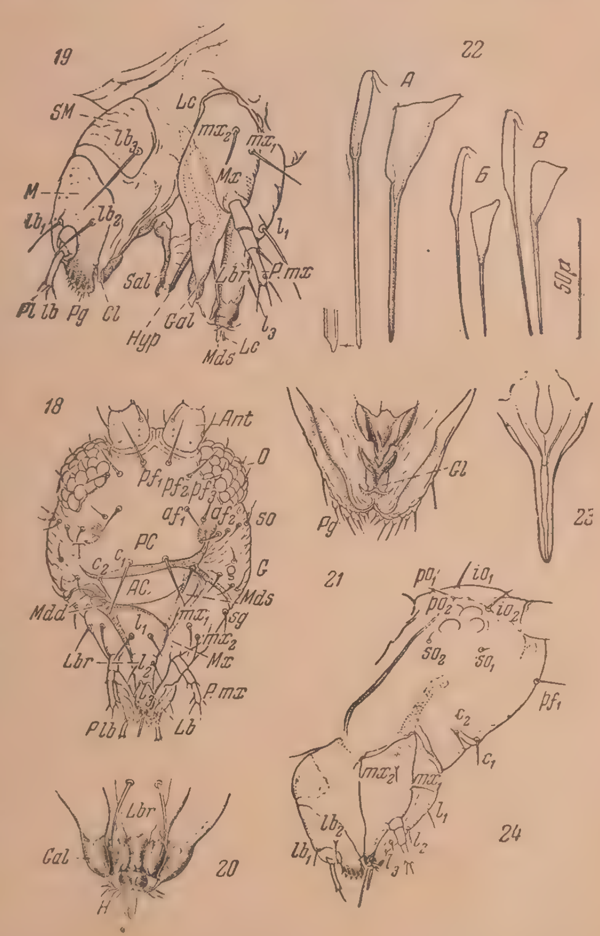


Рис. 18. Голова самки спереди. — Рис. 19. Ротовой аппарат самки сбоку.— Рис. 20. Концы максилл и верхней губы спереди. — Рис. 21. Нижняя губа, вид изнутри.— Рис. 22. Максиллярные стилеты и левые мандибулы: *А* — имаго, *Б* — личинки I, *В* — личинки II (при одном увеличении).— Рис. 23. Гипофарингс самки. — Рис. 24. Голова личинки II сбоку

PC — постклипеус, *AC* — антеклипеус, *T* — тенториальные ямки, *G* — щеки, *Ant* — усики, *O*—сложные глаза, *Lbr* — верхняя губа, *H* — венец щетинковидных выростов на конце верхней губы, *Mds* — левая мандибула, *Mdd* — рудименты правой мандибулы, *Mx* — максиллы, *P. mx* — максиллярные щупики, *Gal* — наружные лопасти максилл, *Lc* — максиллярные стилеты, *Hyp* — гипофарингс, *Sal* — слюнной желоб, *Pl. lb* — нижнегубные щупики, *Lb* — нижняя губа, *SM* — субментум, *M* — ментум, *P. lb* — нижнегубные щупики, *Gl* — глосса, *Pg* — параглоссы. Щетинки: pf_1 — pf_3 — заднелобные, af_1 — af_2 — переднелобные, c_1 — c_2 — клипеальные, io_1 — io_2 — межглазные, po_1 — po_2 — заглазные, *so* — подглазные, *g*— щечные, *sg* — подщечные, l_1 — l_3— верхнегубные, mx_1 — mx_2 — максиллярные, lb_1 —lb_3—нижнегубные

его состав; на это указывает имеющееся здесь краевое утолщение губы, окрашенное, как и стилет левой мандибулы, в золотисто-желтый цвет (рис. 18, *Mdd*). Боковые стенки ротового конуса образованы не вполне симметричными максиллами. Их массивные основания (отвечающие stipes) перепончатые, вооружены 2 щетинками (рис. 18, 19, mx_1 — mx_2) и несут трехчленистый щупик с постоянным набором щетинок на 2 и 3 члениках (*P. mx*). Наружные лопасти клиновидные, примыкают с боков к верхней губе; их концы уплотнены, темно окрашены и снабжены придатками, форма которых видна на рисунках. Внутренние лопасти превращены в тонкие желобчатые максиллярные стилеты (*Lc*), складывающиеся в сосательную трубку. Задняя часть ротового конуса представлена объемистой нижней губой, которая состоит из субментума

(рис. 19, *SM*) с парой длинных щетинок (lb_3) и ментума (*M*), несущего пару одночленистых палочковидных щупиков (*P. lb*), которые сидят на коротеньких щупальценосцах и вооружены щетинками. Ментум снабжен, кроме того, двумя парами щетинок ($lb_1 — lb_2$). Параглоссы имеют вид коротких желобчатых лопастей, вооруженных сложным набором мелких щетинок, каждая из которых сидит на перепончатом сенсиллоподобном возвышении (рис. 19, 21, *Pg*). Глоссы (*Gl*) сращены по средней линии и сдвинуты на внутреннюю поверхность губы. Здесь же располагается

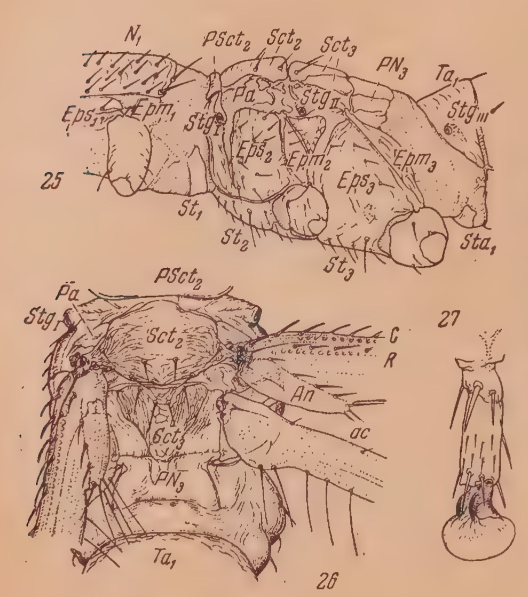


Рис. 25. Грудной отдел самки сбоку. — Рис. 26. Птероторакс самки сверху. — Рис. 27. Левая задняя лапка самки сбоку

N_1 — пронотум, $PSct_2$ — прескутум среднегруди, Sct_2 — скутум среднегруди, Sct_3, PN_3 — скутум и постнотум заднегруди, $Eps_1 — Eps_3$ и $Epm_1 — Epm_3$ — эпистерны и эпимеры грудных сегментов, $St_1 — St_3$ — стерниты грудных сегментов, *Pa* — преаларная чешуя, $Stg_I — Stg_{II}$ — стигмы средне- и заднегруди, Ta_1, Sta_1, Stg_{III} — тергит, стернит и стигмы I брюшного сегмента; *C*, *R*, *An* — костальная, радиальная и анальная жилки переднего крыла, *ac* — добавочные щетинки крыловой чешуи

несколько желобчатых склеритов, служащих ложем для склеротизованной дистальной части слюнного канала (рис. 19, *Sal*). Гипофаринкс (рис. 19, *Hyp*, 23) располагается между верхней и нижней губой и имеет вид склеротизованного желоба, крыловидно расширяющегося кверху.

Сопоставляя имеющиеся литературные данные и наши наблюдения, можно следующим образом описать акт сосания у табачного трипса. Прежде чем приступить к сосанию, трипсы обычно некоторое время ползают по поверхности листа, совершая на ходу характерные кивающие движения головой, как бы ощупывая лист. При этом они ранят эпидермис, действуя мандибулой [2]. При опускании головы, в лист, очевидно, упирается упругий венчик концевых выростов верхней губы, через который выдвигается затем мандибулярный стилет. При отыскании места для питания, повидимому, немаловажную роль играет сложная система органов чувств (осязательных и, вероятно, обонятельных), имеющаяся на параглоссах, щупиках и наружных лопастях максилл. Отыскав подходящее место на листе, трипс разрушает эпидермис мандибулой, останавливается и вводит максиллярные стилеты глубоко в ткань листа, начиная сосание. Одновременно в лист впрыскивается слюна через канал, образованный гипофаринксом и слюнным желобом. Благодаря тому, что трипс в поисках все новых мест для питания беспрерывно работает мандибулой, эпидермис повреждается на значительной площади, отчего главным образом и страдает кормовое растение.

[2] Интересно, что при попадании на кожу человека трипсы часто пытаются производить уколы, которые нам приходилось ощущать на себе.

Грудной отдел взрослого трипса снабжен плотным, очень сложно расчлененным скелетом (рис. 25, 26). Переднегрудь отделена от головы узким шейным кольцом и хорошо обособлена от среднегруди. Переднеспинка плотная, по бокам по всей длине спаянная с небольшими плеврами. Стернальная часть перепончатая, лишь сзади в области сочленения со среднегрудью ограниченная поперечными склеритами. Переднеспинка вооружена многочисленными мелкими игольчатыми щетинками, теряющими постоянство топографии и числа (так называемой неотрихический тип осязательного вооружения). Среди них выделяются по размеру лишь 2 пары черноватых щетинок в заднебоковых углах пронотума.

Средне- и заднегрудь объединены в конструктивно целостную крылогрудь, или птероторакс. Среднегрудь короткая, компактная, заднегрудь расположена косо вследствие того, что спинка смещена кпереди, а плейро-стернальная область с тазиками задних ног отодвинута назад. Скелет крылогруди сложно расчленен, но степень слияния его элементов все же довольно велика. Среднеспинка состоит из узкого прескутального отдела ($PSct_2$) с преалярными чешуями у оснований передних крыльев (Pa) и крупного выпуклого скутума (Sct_2). Постнотальная часть здесь редуцирована и сведена до узкой глубокой складки в месте сочленения с заднеспинкой. Последняя представлена прямоугольным скутумом (Sct_3), разделенным V-образным швом на треугольную среднюю часть и боковые. Постнотум заднегруди крупный, перепончатый с парой продольных утолщений, переходящий сзади в широкую сочленовную мембрану. Плейры птероторакса крупные. Эпистерны среднегруди (Eps_2) разделены вертикальным швом, над которым располагаются крупные среднегрудные стигмы (Stg_1); эпимеры цельные узкие (Epm_2). Стернит (St_2) отделен от плейр швом и имеет форму трапециевидной пластинки с поперечным эндоскелетным утолщением сзади, между тазиками ног, от которого отходит вглубь эндоскелетная вилка, служащая местом прикрепления мышц. Стернит среднегруди соединен спереди узеньким выростом со стернальным склеритом переднегруди и обособлен от стернита заднегруди. Эпистерны заднегруди (Eps_3) очень крупные и широко слиты со стернитом. Их верхние передние углы обособлены в виде небольших треугольных склеритов, над которыми расположены крошечные заднегрудные стигмы (Stg_{II}), оформляющиеся у имаго. Эпимеры (Epm_3) узкие, ланцетовидные, примыкают сверху к постнотуму. Стернит заднегруди по заднему краю также с утолщением и вилкой.

Большинство склеритов крылогруди покрыто мелкими игольчатыми щетинками, непостоянными по числу и положению. Лишь на средне- и заднеспинке имеется соответственно 3 и 2 пары более крупных щетинок, отвечающих нимфальным и личиночным.

Крылья вполне типичные для Terebrantia, длинные, мечевидные, достигающие VIII сегмента брюшка, богато вооруженные щетинками (рис. 28). Жилкование крыльев, особенно задних, сильно упрощено и пока не поддается достоверной гомологизации. Переднее крыло снабжено краевой жилкой по переднему краю и двумя продольными. Внутренний угол крыла, так называемая чешуя, отделен складкой и небольшой косой жилкой. Опираясь на традиционную трактовку жилкования крыла трипсов [6], можно думать, что мы имеем здесь дело с костальной, радиальной, кубитальной и анальной жилками (рис. 26, 28). По жилкам передних крыльев располагаются ряды крепких черноватых щетинок, число которых не вполне постоянно. На переднем крае крыла имеется, кроме того, до 25 длинных волосовидных щетинок; задний край снабжен бахромой из многочисленных очень длинных, мелковолнистых, волосовидных щетинок, подвижно сочлененных с крыловой пластинкой; на чешуе имеются 2 небольшие, так называемые добавочные, щетинки. Задние крылья ýже передних и имеют только одну продольную жилку. Игольчатые щетинки на них отсутствуют, не считая 2 в основании. Передний край

снабжен 15—16 волосовидными щетинками, а бахрома заднего края реже, чем у передних крыльев, добавочных щетинок также 2. Вся поверхность крыльев густо покрыта мелкими шиповидными хетоидами.

Ноги по моделировке члеников сильно отличаются от нимфальных и личиночных. Тазики небольшие, конусовидные, из них средние расставлены шире других. Вертлуги маленькие, цилиндрические; бедра расширены в дистальной части и несколько уплощены; голени относительно длинные, особенно задние. Лапки явственно обособленные, узкие, цилиндрические, двучленистые, с хорошо развитым амбулакральным аппаратом (рис. 27). Вооружение ног неотрихическое; на концах задних голеней имеется по 3 шиповидных щетинки, служащих упорами при передвижении.

Брюшко с хорошо развитым скелетом, его сегменты снабжены плотными тергитами с утолщенным передним краем, стернитами и двойными плейритами (рис. 28, 29). Каждый тергит вооружен 5 парами щетинок, плейрит — 1 щетинкой, а стернит — 3 парами щетинок, гомологии которых личиночным видны на рисунках. Между щетинками l_2 и l_3 имеется с каждой стороны по небольшому гребню с длинными хетоидами (ктенидии), которые вместе с щетинками служат для удержания крыльев в покое. Тергит I сегмента меньше других, слит с косыми плейрами, лишен щетинок и имеет по бокам пару передних брюшных стигм (рис. 25, Stg_{III}). **I стернит очень мал.**

Наружный половой аппарат хорошо развит. Половые сегменты самки — VIII и IX — модифицированы (рис. 29). Тергит VIII обычный, но стернит, судя по положению стернальных щетинок, разделен основанием яйцеклада на две части, занимающие плейральное положение и слившиеся с плейрами (Pl_{VIII} — St_{VIII}). На границе тергита и плейр VIII сегмента открывается пара задних брюшных стигм (Stg_{IV}). Тергит, плейры и боковые части стернита IX сегмента слиты в хитиновое кольцо, прорезанное снизу щелью с перепончатой складкой, в которую в покое ложится крупный яйцеклад. Последний состоит из двух пар ножевидных створок, попарно соединенных фальцем. Передние створки снабжены двумя пиловидными рядами зубцов каждая и соединяются посредством небольших склеритов с плейро-стернальными краями VIII сегмента. Задние створки уже, едва заметно зазубрены и причленены при помощи склеритов к аподемальным утолщениям IX сегмента. Третьей пары створок у трипсов обнаружить не удается. Половое отверстие открывается в основании яйцеклада; здесь же имеется небольшой мешковидный семеприемник. X сегмент мал, одет хитиновым полукольцом, затянутым снизу перепонкой. XI сегмент почти весь перепончатый, сходный по строению с личиночным.

У самца в образовании копулятивного аппарата участвует IX сегмент, а VIII сходен с другими (рис. 30). IX сегмент окружен сплошным хитиновым кольцом и слит с X. Их граница намечена лишь небольшими косыми швами; особенности вооружения видны на рисунке. Копулятивный аппарат спрятан внутри X сегмента и состоит из склеротизованного изогнутого penis'а (рис. 30, 31, P) и пары валып (V). XI сегмент у самца имеет вид крупной перепончатой трубки, расположенной дорсально. Он имеет развитый тергит с набором щетинок и оканчивается обычными по строению околоанальными лопастями. Помимо различий в половом аппарате, самцы отличаются от самок более стройным узким телом и меньшими размерами. Длина самки 0,9—1,24 мм, самца — 0,85—1,02 мм.

Продолжительность жизни взрослых трипсов 20—25 дней. За это время самка откладывает до 100 яиц, причем яйца созревают всегда последовательно одно за другим и откладываются по одному. Параллельно с откладкой яиц самка непрерывно питается, так что так называемое дополнительное питание здесь растягивается на весь период яйцекладки. Характерно, что трипсы, по крайней мере в летнее время, не выносят длительного голодания и, лишенные пищи, гибнут обычно уже через сут-

ки. Для питания и откладки яиц самки, как правило, выбирают молодые листья растения, вследствие чего наблюдается ярусность в распределении трипсов по растению, отмечаемая и в литературе [14, 17], особенно заметная на махорке. Большая часть взрослых трипсов концентрируется в верхних ярусах, а личинки, особенно последнего возраста, — на

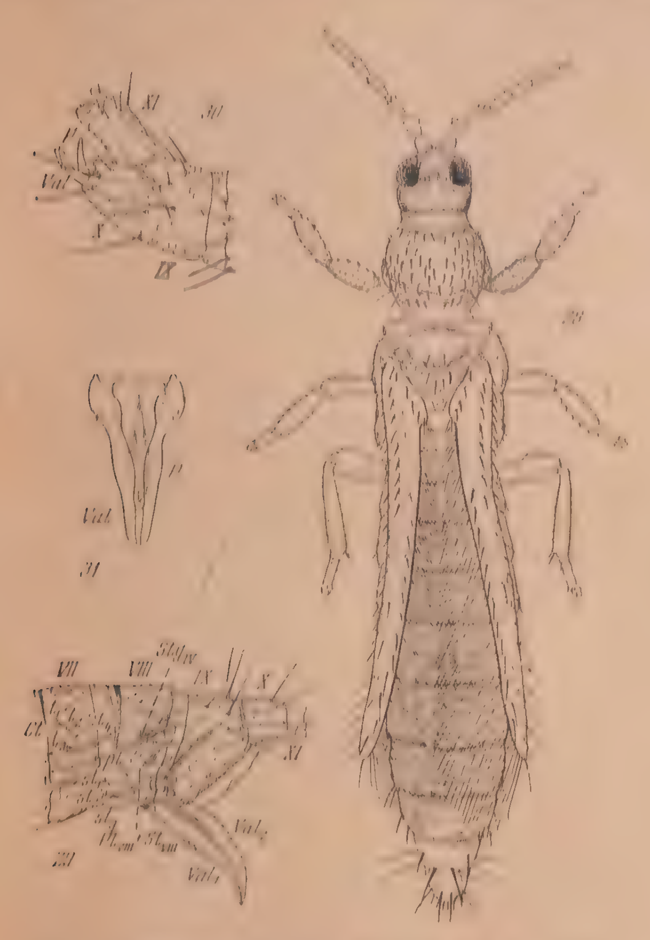


Рис. 28. Половозрелая самка сверху. — Рис. 29. Концевые сегменты брюшка самки сбоку. — Рис. 30. То же самца. — Рис. 31. Копулятивный аппарат самца сверху

Val_1 — Val_2 — створки яйцеклада, P — копулятивный орган, Val — вальвы, Pl_{VIII} + St_{VIII} — части VIII стернита, слитые с плейрами, Stg_{IV} — стигмы VIII сегмента брюшка, Ct — ктенидии. Римскими цифрами обозначены порядковые номера сегментов брюшка. Обозначения щетинок, как на рис. 2, 3, 5

более старых нижних листьях. Расселение трипса происходит почти исключительно в имагинальной фазе. Взрослые трипсы гораздо подвижнее личинок и способны к активному полету. Кроме того, взрослые трипсы, если их потревожить, прыгают с листа, отталкиваясь брюшком, очень подвижно сочлененным в основании с грудью. Имаго обладает гораздо большей устойчивостью к неблагоприятным воздействиям, чем предшествующие фазы, в частности к пересыханию. Как отмечалось, зимовка протекает в имагинальной фазе.

Данные настоящей работы можно суммировать в нижеследующей определительной таблице фаз и возрастов табачного трипса. Такая таб-

лица может быть полезной при постановке дальнейших работ по биоэкологии трипсов и особенно при вирусологических исследованиях. Определение желательно проводить под малым увеличением микроскопа или с бинокулярной лупой, причем на первых порах определение живого материала следует корректировать по препаратам. Однако в дальнейшем, при достаточном навыке, в популяции трипсов удается различать исключительно на живом материале не только фазы и возрасты, но и более дробные физиологические состояния особей.

Определительная таблица постэмбриональных фаз развития и возрастов табачного трипса [3]

1(12). Крыловые придатки отсутствуют. Тело удлиненное, одетое тонкой складчатой кутикулой с рядами мелких хетоидов (рис. 1, 4). Ротовой аппарат функционирующий, типичного строения. На кормовом растении . . . . Личинки

2(5) На брюшке снизу имеется только 2 продольных ряда мелких щетинок (рис. 1). Стернальные щетинки на груди отсутствуют . . . . Личинки I возраста

3(4). Молочно-стекловидные, полупрозрачные с красноватыми глазами, малоподвижны; 0,25—0,3 мм . . . . Личинки I, только что вылупившиеся из яйца (1 сутки)

4(3). Желтоватые, обычно с просвечивающим зеленоватым кишечником. Подвижнее. 0,48—0,51 мм . . . . Личинки I в период питания

5(2). На брюшке снизу имеется 4 ряда щетинок (рис. 3). Стернальные щетинки на груди имеются . . . Личинки II возраста

6(7). Молочно-стекловидные, полупрозрачные с красными глазами; 0,5—0,53 мм . . Личинки II, только что слинявшие, без питания в I личиночном возрасте (повидимому, мужские).

7(6). Желтоватые или интенсивно желтые. Не менее 0,55 мм.

8(9). Желтоватые, обычно без зеленоватого оттенка, 0,55—0,6 мм . . . Личинки II, только что слинявшие, после периода питания в I личиночном возрасте (женские)

9(8). Желтые с просвечивающим зеленоватым кишечником.

10(11). Тело более массивное, особенно брюшко; заметно крупнее; 0,85—1,1 мм (рис. 4) . . . Женские личинки II к концу периода питания и гипертрофического роста

11(10). Тело более стройное, мельче; 0,74—0,88 м . . . Мужские личинки II к концу периода питания

12(1). Сочетание признаков иное.

13(18). Грудь с неподвижными крыловыми придатками. Тело одето тончайшей гладкой кутикулой. Молочно-стекловидные или желтоватые. Ротовые части редуцированы. В почве на глубине 5—6 см; как исключение на кормовом растении . . . . Нимфы

14(15). Крыловые придатки короткие, достигают II—III сегмента брюшка (рис. 6). Усики короткие, направленные в стороны, окраска от молочно-стекловидной до слегка желтоватой; 0,84—1,02 мм . . . . Нимфы I возраста
а) гоноподии, как на рис. 8 . . . . . . Женские нимфы I
б) гоноподии, как на рис. 9 . . . . . . Мужские нимфы I

15(14). Крыловые придатки длинные, доходящие до VI сегмента брюшка. Усики длинные, закинутые назад над головой; 0,84—1,16 мм (рис. 10) . . . . Нимфы II возраста

---

[3] Приводимые в таблице промеры произведены на популяции трипсов, взятой с махорки в середине лета, в среднем по 20 экз. каждого возраста. Следует иметь в виду, что размеры особей могут заметно колебаться в зависимости от кормового растения и других условий.

а) гоноподии, как на рис. 12 . . . . . . Женские нимфы II
б) гоноподии иной формы, в виде небольших складок . . . . Мужские нимфы II

16(17). Молочно-стекловидные с легким желтоватым оттенком . . . . Нимфы II в первые 2—3 дня развития

17(16). Окраска относительно интенсивная, желтоватая. Под нимфальной шкуркой видны оформляющиеся покровы имаго, особенно заметные в придатках. . . . Нимфы II перед выходом взрослого трипса

18(13). Имеются функционирующие крылья и развитый ротовой и генитальный аппараты. Скелет плотный, интенсивно окрашенный. На растениях или в почве (в период зимовки и в момент выхода из нимф); очень подвижны . . . . Имаго

19(20). Тело более массивное, 0,9—1,24 мм (рис. 28). На конце брюшка яйцеклад (рис. 29). Часто сквозь покровы брюшка просвечивает крупное созревающее яйцо . . . . Самки

20(19). Тело более стройное, мельче, 0,85—1,02 мм. На конце брюшка копулятивный аппарат (рис. 30) . . . . Самцы

Заключение

Давая более общую оценку изложенному материалу, можно следующим образом охарактеризовать развитие трипсов. Наиболее характерной особенностью жизненного цикла табачного трипса и близких к нему других Terebrantia является его четкая биологическая и морфологическая дифференциация, во многом сходная с той, которая свойственна насекомым с полным превращением, и в то же время довольно своеобразная. Действительно, постэмбриональное развитие трипсов включает, как и у Holometabola, две активные питающиеся фазы — личиночную и имагинальную, связанные посредством куколкоподобной покоящейся нимфальной фазы. Первая фаза, представленная личинкой, является почти исключительно вегетативной, характеризуясь соответственно гипертрофическими формами развития — очень интенсивным питанием и ростом. Напомним, что личинка табачного трипса к концу своего существования дорастает до имагинальных размеров и обладает запасом питательных веществ, достаточным для всего нимфального метаморфоза и превращения во взрослое насекомое. О высокой специализации личинки как вегетативной фазы свидетельствует и ее морфология: удлиненное вальковатое тело, относительно короткие, слабые ноги, с функционально целостным тибиотарзусом, короткие усики, глаза, состоящие всего из 4 фасеток, отсутствие ocelli, наружных гениталий, зачатков крыльев и т. д. В особенности же характерно отсутствие плотного скелета и своеобразное строение покровов, способных очень сильно увеличиваться по площади при насасывании сока и росте тела. С последним, очевидно, связано и характерное сокращение числа личиночных возрастов, вследствие чего очень интенсивный рост сопровождается здесь лишь единственной линькой. Замечательно, наконец, и то, что в течение личиночной фазы, как у многих Holometabola, организация насекомого остается относительно стабильной, так что для диагностики личиночных возрастов приходится прибегать к тонким особенностям хетотаксии и тому подобным, можно сказать, мизерным признакам.

Второй этап активной жизни трипсов представлен типичной имагинальной фазой, несущей, наряду с трофической функцией (непрерывное дополнительное питание, особенно у самок), еще и генеративную и расселительную (откладка яиц, расселение путем переползания, «прыжков» и активного полета). Морфологически имагинальная специализация выражена очень явственно. Помимо развития полового аппарата, для взрос-

лых особей характерен плотный, сложный расчлененный скелет, добавочные стигмы, функционирующие крылья очень своеобразного строения, иное, более сложное, чем у личинок, осязательное вооружение покровов, усики, более богато оснащенные органами чувств, сложные фасеточные и простые глаза, более длинные ноги с двучлениковыми лапками и т. д.— словом, целый комплекс специфических имагинальных новообразований.

Однако, при всех отличиях личинок и взрослых трипсов, у них обнаруживается и ряд существенных сходств, подобных которым мы не встречаем ни у кого из типичных Holometabola. Биологически и личинки и имаго у трипсов равно представлены жизненной формой высокоспециализованного сосущего фитофага. В морфологическом отношении бросается в глаза их общее габитуальное сходство, сходный тип расчленения тела, в частности полнота сегментального состава брюшка. Поразительно сходны строение ротового аппарата и самый способ сосания, а также строение претарзусов и способ удерживания на поверхности субстрата. В строении придатков, глаз, элементов скелета и ряде других структур у личинок можно скорее усмотреть редукцию будущих дефинитивных признаков, чем первичноличиночные особенности. Например, короткие усики у личинки сразу представлены всеми 7 члениками, функционально целостный тибиотарзус несет явный след обособления лапки, остатки скелетных элементов на теле в виде тонкого пронотума, плейр, концевых склеритов на брюшке и т. п. указывают на вторичную редукцию некогда развитого скелета. Таким образом, в организации личинок трипсов удается обнаружить ряд признаков, указывающих на то, что мы имеем здесь дело не с первичной личинкой, а с несколько более поздней в возрастном отношении, может быть уже нимфальной фазой, уподобившейся личинке вследствие далеко зашедшей вегетативной специализации.

Превращение специализованной личинки трипсов в имаго сопряжено с глубоким преобразованием организации, т. е. с подлинным метаморфозом, который здесь падает на нимфальный период развития. Поэтому не случайно покоящиеся нимфы трипсов обнаруживают существенное сходство с куколками Holometabola, в особенности с так называемыми свободными куколками (pupa libera). Подобно куколкам, нимфы трипсов не питаются, развиваются скрыто и относительно мало подвижны. В морфологическом отношении они, как и куколки, не похожи на личинок и сочетают имагинальные, или, точнее, собственно нимфальные, признаки со специфическими особенностями покоящейся фазы. Наряду с крупными крыловыми придатками и гоноподиями, длинными усиками и ногами, особенно во II возрасте, и тому подобными первично нимфальными признаками, для нимф трипсов характерна обобщенная форма тела и придатков, очень тонкие гладкие покровы, временная редукция ротового аппарата, глазных фасеток, отчасти стигм и ряда других структур и вместе с тем сложная временная дифференцировка вооружения покровов, выполняющего, очевидно, не только сенсорную, но и немаловажную механическую, защитную роль. Однако первичнонимфальная природа покоящейся фазы у трипсов гораздо более ощутима, чем у куколок большинства Holometabola. Прежде всего, нимфальная фаза Terebrantia включает не один, а два возраста, так что метаморфоз сопровождается добавочной линькой и распределяется между двумя возрастами. При этом имагинальные преобразования концентрируются главным образом во II возрасте, так что только последний сравним с настоящей куколкой. Отличие нимф трипсов состоит еще и в относительно большой их подвижности, и в этом смысле они более всего сравнимы с куколками лишь таких примитивных Holometabola, как некоторые сетчатокрылые, ручейники и подобные им формы, у которых гистолитические преобразования при метаморфозе, относительно невелики по объему и мозаичны. Таким образом, покоящаяся фаза трипсов замечательна своей большой

примитивностью и может служить наглядной иллюстрацией нимфального происхождения куколки насекомых, принимаемого теперь вслед за И. И. Ежиковым [4] большинством авторов.

Весь изложенный материал заставляет нас рассматривать метаморфоз трипсов как один из случаев своеобразной голометаболии, возникающей здесь, очевидно, как и вообще в пределах Paraneoptera (например, еще в ряду Aphidodea — Psyllodea — Aleurododea — самцы Coccodea [51]), независимо и на существенно ином материале, чем у других групп Holometabola, но складывающейся в тех же направлениях, что у последних. Именно, голометаболия формируется у трипсов также путем вегетативной специализации ранних постэмбриональных возрастов и превращениях поздних — в куколкоподобную покоящуюся фазу, в которой посредством гистолитического метаморфоза вегетативная личиночная организация преобразуется в генеративно-расселительную имагинальную. В то же время высокий онтогенетический уровень личинки трипсов указывает на то, что метаморфоз у них возникает, повидимому, на базе уже сложившегося ранее неполного превращения, свойственного сосущим Paraneoptera, а не на основе более примитивных, развернутых, прометаболических циклов, вероятно, служивших некогда источником формирования полного превращения Oligoneoptera. О характере исходных гемиметаболических циклов Thysanoptera судить более конкретно пока трудно, но большое разнообразие наблюдаемых здесь типов развития и наличие, например, среди Tubulifera, явно более примитивных его форм, включающих до 4 личиночных и 3 нимфальных возрастов [7, 19], позволяет думать, что вопрос об источниках метаморфоза трипсов вполне разрешим. Следует подчеркнуть, что большое экологическое разнообразие трипсов, наличие среди них как почвенных сапробионтных и хищных форм, так и видов, очень тесно и разнообразно связанных с цветковыми растениями, обещает дать благодарнейший материал и для суждения об экологической природе наблюдаемых здесь типов развития. Однако для решения этих вопросов необходимо прежде всего детальное сравнительно-морфологическое изучение развития различных представителей отряда, и в особенности некоторых примитивных Tubulifera, чему мы намереваемся посвятить последующие статьи.

Литература

1. Богданов-Катьков Н. Н., Краткий учебник теоретической и прикладной энтомологии. Госиздат, М.—Л., 1930.— 2. Грушевой С. Е. и Матвеенко, Болезни и вредители табака и махорки, Пищепромиздат, М., 1950.— 3. Добровольский Н. А., Материалы к биологии табачного трипса, Краснодар, 1927.— 4. Ежиков И. И., Метаморфоз насекомых, М., 1929.— 5. Захваткин А. А., Конспект лекций по эмбриологии насекомых, Сб. трудов. А. А. Захваткина, МГУ, 1953.— 6 Иои О. И.. Пузыреногие (Thysanoptera), Защ. раст. от вредит., Л., 1928.— 7. Линдеман К., Die schädlichsten Insecten in Bessarabien, Moskau, 1883.— 8. Развязкина Г. М., Табачный трипс — переносчик верхушечного хлороза махорки, Зоол. журн., XXXI, 1, 1952.— Развязкина Г. М., О распространении вируса верхушечного хлороза махорки табачным трипсом, Табак, 3, 1952.— 10. Семенов Л. Е., Вредители табака-махорки, Гостехиздат, М., 1930.— 11. Федоров С. М., Tabacco Thrips as a pest of tabacco plant in Crimea, Rev. Espan. Entom. «EOS», Madrid, vol. VI, 1930.— 12. Худына И. П., Вирусные болезни табака в СССР, Краснодар, 1936.— 13. Шванвич, Курс общей энтомологии, «Сов. наука», 1949.— 14. Шелюшко Л. А., Главнейшие вредители махорки и основные меры борьбы с ними, Харьков, 1932.— 15 Щеголев В. Н., Знаменский А. В, Бей-Биенко Г. Я., Насекомые, вредящие полевым культурам, Сельхозгиз, 1937.— 16. Bordon A. D., Mouth parts of Thysanoptera, J. Econ. Ent., 8, 1915.— 17. Григорьев А. В., Бележки в рху биологията на тютюневия трипс, София, 1926.— 18. Димитров Цв., Проучивачия в рху биологията на тютюневия трипс (белота жила) и борбата против него, София, 1939.— 19. Leach, Insect transmission of plant diseases, New York a. London, 1940.— 20. Priesner H., Die Thysanopteren Europas, Wien, 1928.— 21. Willaume E., Caractères généraux et position systématique des Physopoda, Rev. Zool. agric. appl., 24, 1925.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ИЛЬМОВЫЙ НОГОХВОСТ — ВРЕДИТЕЛЬ ЛЕСОПОСАДОК СТЕПНОЙ ЗОНЫ

А. Г. ШАРОВ

Институт морфологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

ВВЕДЕНИЕ

Ильмовый ногохвост (Exaereta ulmi Schiff. сем. Notodontidae) издавна известен как серьезный вредитель ильмовых в лесопосадках степной полосы европейской части СССР. Первое сообщение об ильмовом ногохвосте как вредном насекомом степных лесопосадок принадлежит И. Я. Шевыреву [15, 16, 17]. Он впервые наблюдал массовое размножение этого вредителя в молодых насаждениях степных лесничеств России, основанных в 70-х и начале 80-х годов прошлого века, и дал указания по борьбе с ним. С тех пор вплоть до последнего времени массовое размножение ильмового ногохвоста наблюдалось неоднократно [7, 5, 1, 13]. Этот вид Министерством лесного хозяйства включен в число вредителей, подлежащих надзору [3].

Еще Шевыревым было замечено, что массовое размножение ногохвоста наблюдалось лишь в лесопосадках; в естественных степных лесах массовое размножение ногохвоста не отмечалось [15]. Причиной массового размножения ногохвоста в лесопосадках он считал «введение в посадки преобладающего количества ильмовых пород, часто в виде больших площадей чистых насаждений» [17, стр. 45], а также упразднение обычая окружать посадки опушкой из кустарниковых пород, в которой гнездятся насекомоядные птицы [16, 17].

Условия существования насекомых, как это было показано Д. М. Федотовым [11, 12] на примере клопа-черепашки, оказывают прямое влияние на их морфо-функциональное состояние, от которого в свою очередь зависит их плодовитость и численность. Для выяснения влияния различного типа лесопосадок на морфо-функциональное состояние ильмового ногохвоста и установления причин, вызывающих массовое размножение этого вредителя, в 1951—1952 гг. мной были проведены исследования в лесопосадках Беловодского района Ворошиловградской области.

1. Методика учета ногохвоста

Для учета плотности яиц, отложенных бабочками, обрывались без какого-либо выбора ветки и подсчитывалось число отложенных яиц (часто по оболочкам, оставшимся после выхода гусениц) и общее число листьев, независимо от их величины. Путем деления числа листьев на число яиц подсчитывалось число листьев, на которое приходится одно яйцо. Например, если на 4000 листьев приходится 80 яиц (некоторые из них могут быть отложены и на веточки), то 1 яйцо приходится на 50 листьев средней величины. При подсчете яиц учитывались яйца, пораженные яйцеедами. Они отличаются от незараженных более темным цветом.

Ранней весной учитывались зимующие куколки путем раскопок пробных площадок размером в 1 м² на глубину 20 см.

Сбор гусениц производился путем отряхивания резкими ударами палкой по веткам. Помимо общего подсчета гусениц по возрастам, учитывались гусеницы, пораженные наездниками и тахинами.

2. Жизненный цикл ильмового погохвоста

Бабочки ильмового погохвоста в Беловодском районе появляются в конце апреля (в 1951 г. — 25 апреля). Днем бабочки сидят неподвижно, обычно на стволах деревьев, сливаясь по цвету с корой. Лет происходит вечером. Самки откладывают яйца главным образом на молодые листья, реже на черешки и тонкие ветки, поодиночке (рис. 1), но в очагах массового размножения иногда встречаются кучки по 3—5 яиц. По литературным данным [3, 8], самки откладывают до 400—500 яиц. В лабораторных условиях, в садке, было получено от 2 самок, пойманных в смешанных посадках, соответственно 180—212 шт. Яйца откладываются по всей кроне дерева, причем плотность яиц на вершине обычно больше, чем в основании кроны. Так, на бересте высотой в 7 м в основании кроны было обнаружено 84 яйца на 492 листа, т. е. 1 яйцо на 5,9 листа;



Рис. 1. Яйца, отложенные бабочкой на листьях

на вершине кроны обнаружено 335 яиц на 524 листа, т. е. 1 яйцо на 1,6 листа. Таким образом, данные об откладке бабочкой могохвоста яиц на небольшой высоте [6, 3] не подтвердились. Лет бабочек и откладка яиц продолжаются до середины мая.

Эмбриональное развитие в условиях лесополос длится 8—9 дней, а не 18—20, как это считалось раньше [8]. В течение 35—40 дней сменяются пять возрастов гусениц. В начале июня наблюдается их массовое окукливание. Перед окукливанием гусеницы спускаются на землю, закапываются в верхний слой почвы и строят там земляные коконы, в которых и происходит превращение в куколки. К осени в куколках уже обнаруживаются вполне сформировавшиеся бабочки. В таком виде ильмовый погохвост зимует.

3. Динамика численности ильмового погохвоста в чистых и смешанных насаждениях

Для изучения ильмового погохвоста в условиях посадок различного типа были выбраны два типа посадок: чистые берестовые посадки Деркульского конезавода, в которых в последние годы наблюдается массо-

вое размножение этого вредителя, и смешанные посадки Деркульской станции Института леса АН СССР, где ильмовый ногохвост не причиняет заметного ущерба.

В посадках станции, произведенных лесоводом Юницким около 50 лет назад, была выбрана в качестве стационарного пункта одна из полос, в число древесных пород которой входят дуб, берест и ясень; подлесок состоит из татарского клена. Полоса имеет ширину в 30 м и тянется с севера на юг на 450 м; полнота полосы — 0,8—0,9. Большая ширина полосы, разнообразие древесных пород, большая полнота создают благоприятные условия для гнездования птиц и развития паразитических перепончатокрылых.

Защитные полосы конезавода, расположенные ближе к водоразделу, на расстоянии 8 км от посадок станции, отличаются от них небольшой шириной (5—10 м), подавляющим преобладанием береста и небольшой сомкнутостью (0,2—0,5). Подлесок, как правило, отсутствует и заменен поднимающимся подростом береста. Эти условия неблагоприятны для гнездования птиц и развития различных перепончатокрылых и двукрылых, паразитирующих на гусеницах.

Плотность куколок в чистых насаждениях составляла в среднем 8 шт. на 1 м^2 (из 10 проб), в то время как в смешанных посадках в 10 пробных раскопках не было обнаружено ни одной куколки, хотя при сборах почвенной фауны в этих посадках М. С. Гиляров иногда находил и куколки ногохвоста.

Плотность яиц, отложенных ногохвостом, в 1951 г. составляла 1 на 16 листьев в чистых насаждениях и 1 на 30 листьев в смешанных; в 1952 г. соотношение было соответственно 1 : 7 и 1 : 35 (216 яиц на 1485 листьев и 73 яйца на 2524 листа). Довольно значительная плотность яиц в смешанных посадках объясняется тем, что ильмовые в них составляют небольшой процент; на единицу площади ильмовых приходится значительно меньше, чем в чистых насаждениях. Зараженность яиц трихограммой была приблизительно одинаковой как в чистых, так и в смешанных насаждениях и составляла в 1951 г. соответственно 17 и 25%, а в 1952 г. 23 и 20%.

В 1951 г. к 20 мая в смешанных посадках наблюдалось резкое снижение численности гусениц: на бересте в 2—3 м высотой в среднем встречалось не более 1—2 гусениц, и вред от них был совершенно неощутим; в чистых насаждениях снижение численности гусениц было сравнительно небольшим, и в начале июня ильмовые в этих полосах были почти полностью объедены ногохвостом (рис. 2). На молодом бересте высотой в 1,25 м 3 июня было обнаружено 30 гусениц ногохвоста. Аналогичная картина наблюдалась и в 1952 году.

Быстрое изреживание популяции гусениц ногохвоста в смешанных посадках происходит прежде всего за счет деятельности птиц, населяющих эти полосы. На роль птиц в истреблении гусениц ногохвоста указывал еще Шевырев [16, 17]. Гусеницы IV и V возраста, как более крупные и более заметные, истребляются интенсивнее, чем гусеницы младших возрастов. В 1951 г., во второй декаде июня, в очаге массового размножения ногохвоста появились стаи молодых скворцов и грачей, которые уничтожили гусениц, не успевших закончить развитие, но, к сожалению, подавляющее число гусениц к этому времени уже ушло в почву для окукливания.

Значительная роль в снижении численности гусениц принадлежит паразитическим перепончатокрылым и двукрылым насекомым. В то время как в чистых насаждениях не было обнаружено гусениц, пораженных наездниками или тахинами, и в начале июня началось их массовое окукливание, в смешанных посадках было обнаружено в то же самое время 39% гусениц III возраста, пораженных Apanteles xanthostigmus

Hall.[1] (сем. Braconidae), и 48% гусениц IV и V возраста, пораженных тахинами[2]. Однако эти цифры следует считать заниженными, так как пораженные A. xanthostigmus гусеницы III возраста[3] учитывались по изменению цвета (просветлению) и утолщению задних сегментов, которое происходит через некоторое время после поражения; гусеницы IV возраста, пораженные тахинами, при линьке на V возраст сбрасывают вместе со шкуркой и приклеенные оболочки яиц и, таким образом, становятся трудно отличимыми от непораженных.

Наконец, гусеницы истребляются различными хищными жуками, муравьями и другими насекомыми, живущими под пологом посадок. За



Рис. 2. Объеденные гусеницами ногохвоста насаждения береста. Дубки остались нетронутыми

исключением Calosoma sycophanta L. эти хищные насекомые в смешанных посадках встречаются в значительно большем числе, чем в чистых насаждениях.

4. Морфо-функциональное состояние ильмового ногохвоста в чистых и смешанных насаждениях

До IV возраста гусеницы в смешанных посадках морфологически и экологически не отличимы от гусениц, живущих в чистых насаждениях. Они сидят на листовых пластинках, скелетируя их в I и II возрасте, и лишь в III возрасте приступают к объеданию. Благодаря небольшим размерам (3,5—15 мм) и маскирующему зеленому цвету они трудно различимы среди зеленой листвы. При дотрагивании до них гусеницы извиваются змейкой, падают с листа, выпуская шелковинку, на которой некоторое время висят неподвижно, а затем поднимаются на лист, сматывая шелковинку между передними грудными ногами.

Уже в IV, особенно в V возрасте популяция гусениц ногохвоста в чистых насаждениях становится морфологически и экологически резко отличной от популяции смешанных полос. Популяция чистых полос

[1] Этот паразит имеет сверхпаразита Mesochorus facialis Bridgm. (сем. Ichneumonidae).

[2] Наиболее часто встречается Winthemia amoena Meig., реже Chaetogena assimilis Fall. (определены Б. Б. Родендорфом).

[3] Другие возрасты не поражаются.

совершенно однородна: все гусеницы (рис. 3, *а*) имеют интенсивный желто-зеленый основной цвет, на котором выделяются черные полосы и пятна. Узкая черная полоса, окаймленная с боков светлым полем, проходит вдоль спины от головы до последнего брюшного сегмента. Несколько отступя от нее проходят широкие темные полосы, по которым разбросаны желто-зеленые точки. В интерсегментных пространствах эти точки отсутствуют, и здесь поэтому выступает основной фон полос в виде черных квадратных пятен. Головная капсула темнокоричневая, с более светлым теменем. Черный пигмент (меланин) сосредоточен в кутикуле, желто-зеленый пигмент — в гиподерме. Гусеницы днем активны, питаются переползая с ветки на ветку. Объев крону, гусеницы спускаются на поросль береста. При сотрясении дерева извиваются змейкой и падают на землю.

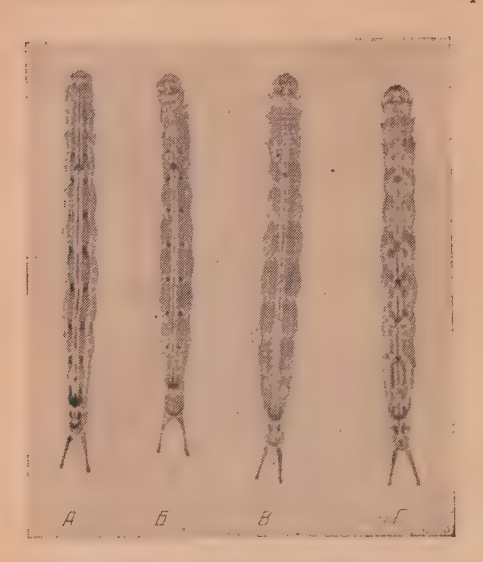


Рис. 3. Четыре типа гусениц ногохвоста
(Объяснение в тексте)

В смешанных насаждениях этот тип гусениц (I тип) составляет крайне небольшой процент (табл. 1). Основная масса гусениц представлена тремя другими типами, отсутствующими в чистых насаждениях. Второй тип гусениц, встречающийся здесь, представляют гусеницы серо-зеленого и коричнево-зеленого цвета (рис. 3, *б*). Спинная полоса у них имеет вид очень тонкой линии, часто прерывистой. Интерсегментные пятна или едва различимы, или совершенно отсутствуют. В целом, меланина у гусениц этого типа значительно меньше, чем у гусениц предыдущего типа. Пигменты, обуславливающие окраску гусениц, сосредоточены в гиподерме. Гусеницы этого типа днем обычно сидят на тонких сучках, сливаясь по цвету с корой, иногда питаются ближайшими к ним листьями. При сотрясении дерева не падают, продолжая сидеть неподвижно, и начинают извиваться лишь при дотрагивании до них.

Таблица 1

Соотношение четырех типов гусениц V возраста в посадках и байрачных лесах Беловодского района

Место и дата сбора	Общее число гусениц	I тип		II тип		III тип		IV тип	
		число	%	число	%	число	%	число	%
Чистые насаждения береста, 3. VI	163	163	100	0	0	0	0	0	0
Опушка смешанных насаждений, 1. VI	63	8	12,7	41	65,1	4	6,3	10	15,9
Внутри смешанных насаждений, 5. VI	46	3	6,5	23	50,0	4	8,7	16	34,8
Байрачный лес (урочище «Соленое»), 7.VI	88	3	3,4	15	17,1	6	6,8	64	72,7

Третий тип представлен светлозелеными гусеницами без каких-либ[о] следов полос и пятен (рис. 3, *в*); от спинной полосы остается лишь тон[-] кая пунктирная линия. Голова светлокоричневая. Меланин в кутикул[е]

почти нацело отсутствует. Светлозеленый цвет этих гусениц создается за счет растворенного в гемолимфе изумрудно-зеленого пигмента, по всей вероятности, инсектовердина. Гусеницы этого типа сидят преимущественно на листьях и благодаря своей окраске трудно различимы среди окружающей листвы (рис. 4). На сотрясение и прикосновение реагируют так же, как и гусеницы предыдущего типа.

Гусеницы IV типа в IV возрасте монотонно серые; в V возрасте у них на общем пепельно-сером фоне разбросаны в различном сочетании темносерые или серозеленые пятна, образующие мраморный рисунок (рис. 3, *г*). Меланин, как и у гусениц предыдущего типа, почти нацело отсутствует. Характерный серый цвет обусловлен серыми и коричневыми пигментами, отложенными в гиподерме. От спинной полосы остается, как и у предыдущего типа, лишь прерывистая штриховая линия. Голова светлокоричневая, с серым налетом. В отличие от гусениц трех предыдущих типов, у гусениц этого типа брюшко желобообразно вогнуто. Сидя на тонкой ветке, гусеница охватывает ее этой выемкой. По бокам гусеница вооружена густыми, длинными, до 1,5—2 мм длины, волосками (рис. 5), плотно прилегающими к веточке, когда гусеница сидит на ней. Подобные волоски у гусениц других трех типов едва достигают длины 0,4 мм (рис. 6). Гусеницы днем не питаются, сидят неподвижно, тесно прижавшись к веточкам, с которыми они сливаются по окраске. При сотрясении ветки или прикосновении к гусенице она не падает, продолжая сидеть неподвижно. Таких гусениц при сборах приходится отдирать от веток.



Рис. 4. Светлозеленая гусеница (III тип) на листе

Различие между популяциями ногохвоста в чистых насаждениях и смешанных посадках касается и состояния внутренних органов. Гусеницы в чистых насаждениях (гусеницы I типа окраски) имеют более развитое жировое тело и среднюю кишку, чем гусеницы в смешанных посадках (рис. 7), что, видимо, связано с их круглосуточным питанием и более интенсивным обменом (об интенсивном обмене свидетельствует их подвижность и большое количество меланина в кутикуле). У куколок, полученных из этих гусениц, запасов жира также оказывается больше, чем у куколок, полученных от гусениц из смешанных посадок; у последних вершины яйцевых трубочек, на треть их длины, свободны от жирового тела (рис. 8). Хотя длина яйцевых трубочек у тех и у других куколок одинакова, овоциты у первых оказываются более развитыми, чем у вторых (рис. 8). Их диаметр, измеренный в основании трубочек, у первых составлял 0,40—0,45 мм, в то время как у вторых — 0,32—0,40 мм. Общее число овоцитов в яйцевых трубочках у одной самки — более 1000, но лишь бóльшая или меньшая часть из них, в зависимости от запасов жира, развивается до готовых к откладке яиц. Поэтому и плодовитость бабочек, вылетающих в смешанных посадках, меньше, чем бабочек из чистых насаждений. Содержание свободной воды у куколок из чистых насаждений меньше (62—68%), чем у куколок из смешанных насаждений (69—75%). Видимо, морозостойкость первых больше, чем

вторых, хотя прямых опытов для проверки этого предположения не было поставлено.

Различие в строении и поведении гусениц в различных типах посадок находит объяснение при сравнении характера посадок. Для такого монофага, как ильмовый ногохвост, в чистых посадках ильмовых с густой корневой порослью падение гусеницы на землю не представляет большой опасности: не говоря уже о поросли, любое ближайшее дерево окажется пригодным для питания. Поэтому для гусениц, живущих в этих посадках, особенно при большом их скоплении (что наблюдается при массовом размножении), целесообразнее падать при малейшей угрозе их существованию.



Рис. 7. Кишечник и жировое тело у гусениц I (*a*) и IV (*b*) типов (схематический рисунок)

Иное имеет место в смешанных посадках, где одно ильмовое может находиться от другого на расстоянии 8—10 м. Упавшая гусеница может очень долго ползать в поисках пригодного для пищи дерева и за это время рискует подвергнуться нападению хищных жуков, муравьев и других насекомых. Поэтому в смешанных посадках для гусениц-монофагов, живущих поодиночке, целесообразнее оставаться на том дереве, где они питаются, даже при приближении врагов и спасаться от них за счет покровительственной окраски. Такой способ защиты от врагов для гусениц-одиночек (но не для гусениц, живущих скученно) оказывается целесообразным и в чистых насаждениях. В смешанных насаждениях I тип гусениц встречался главным образом на опушке полосы, где выходящая за пределы полосы корневая поросль береста образует небольшие сплошные заросли.

Как и следовало ожидать, в естественных байрачных лесах, из которых, видимо, ильмовый ногохвост и перешел в посадки, состав популяции оказался близким к таковому в смешанных посадках (табл. 1). Гусеницы I типа, встречающиеся по опушкам байрачных лесов, составляют еще меньший процент, чем в смешанных посадках. IV тип гусениц, преобладающий в байрачных лесах, где имеются наиболее благоприятные условия для гнездования птиц и развития паразитических и хищных насекомых, оказывается, видимо, наиболее приспособленным к этим условиям.

5. Фазовый характер изменчивости гусениц ильмового ногохвоста

Весной 1952 г. из перезимовавших куколок, полученных от различных типов гусениц, вывелись бабочки, приступившие вскоре к спариванию и откладке яиц. По размерам, окраске и другим признакам бабочки, полученные от разных типов гусениц, не отличались друг от друга.

Бабочки каждого типа гусениц содержались в отдельных садках. К несчастью, бабочки, полученные из серых гусениц (IV тип), погибли, не дав потомства. Бабочки остальных трех типов отложили оплодотворенные яйца в достаточном для дальнейших экспериментов количестве. Молодые гусеницы, потомство каждого из трех типов, воспитывались в лаборатории по 10—60 шт., в зависимости от размеров садка. Кроме того, гусеницы — потомство I типа — в количестве 40 шт. были помеще-

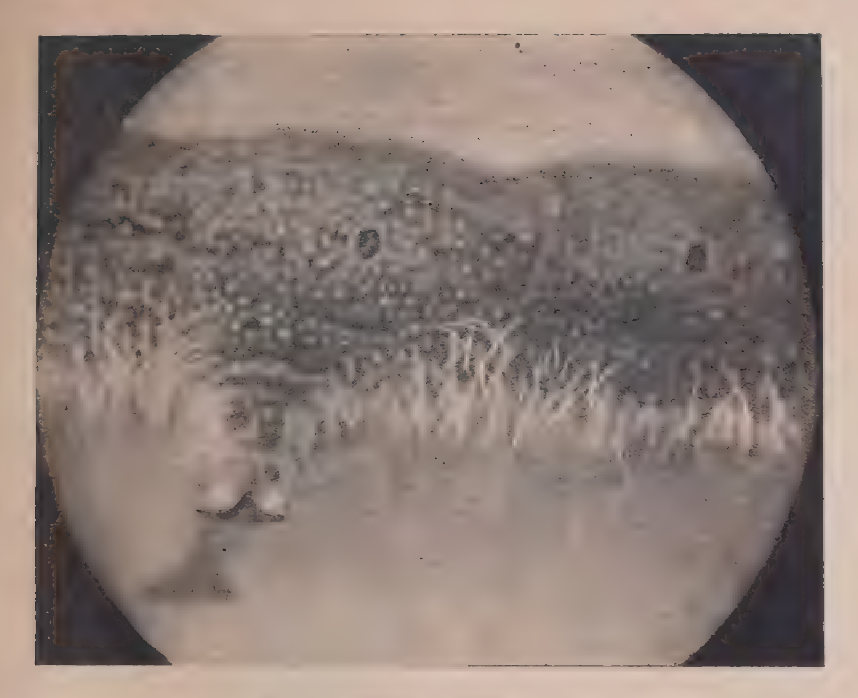


Рис. 5. Сегменты гусеницы IV типа

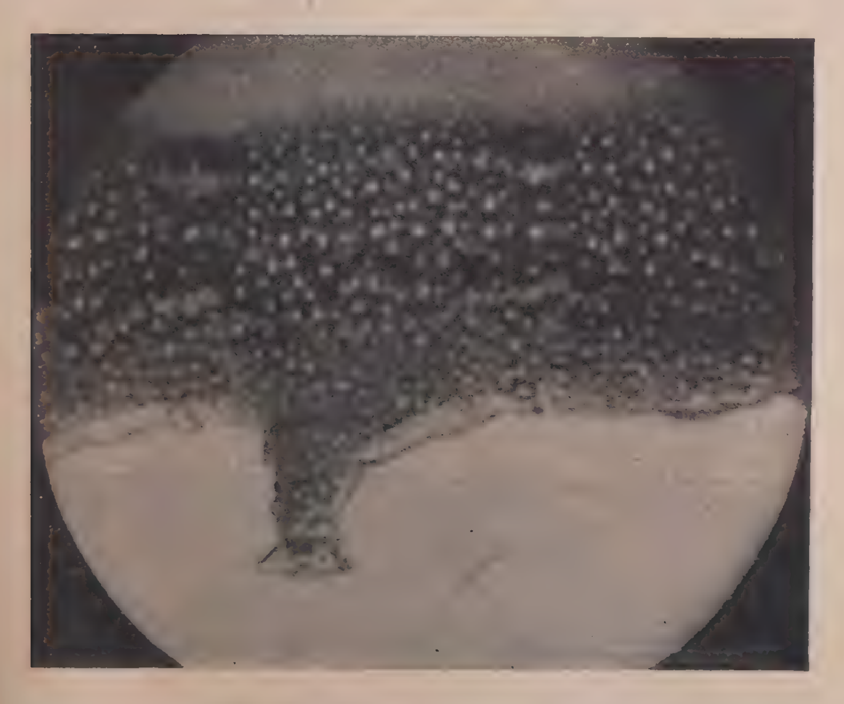


Рис. 6. Сегменты гусеницы I типа

ны в садке из мельничного газа в одну из смешанных полос в окрестностях станции, а потомство III типа в аналогичном садке — в изреженные насаждения береста; иными словами, новое поколение помещалось в несвойственную для предшествующего поколения обстановку. Кроме того, использовался материал, взятый из природы: в окрестностях станции, в смешанных посадках, было найдено 5 самок, от которых были получены



Рис. 8. Жировое тело и яйцевые трубочки у куколок погохвоста, полученных из гусениц I (*a*) и IV (*б*) типов, в период зимовки

Яйцевые трубочки с левой стороны расправлены; жировое тело в основании яичников и на одной из яйцевых трубочек удалено. Прерывистой линией обведены очертания вскрытого брюшка

кладки яиц; гусеницы из каждой кладки содержались в отдельных садках. Помимо этого, в окрестностях станции было собрано около 200 уже отложенных яиц, а полученные из них гусеницы содержались в общем садке. В байрачном лесу «Соленое», где в 1951 г. было зарегистрировано около 73% серых гусениц (IV тип), были также собраны отложенные яйца[4]. Полученные из них гусеницы были разделены на три части и воспитывались: 1) в лаборатории — 21 шт.; 2) в смешанных посадках — 45 шт.; 3) в чистых посадках береста — 10 шт. Целью опытов было выяснение характера влияния внешних условий на появление определенного типа гусениц и получение в эксперименте того или иного типа.

Результат перечисленных выше опытов оказался совершенно неожиданным: во всех без исключения садках — и в лабораторных условиях,

[4] Предполагалось, что среди них будет некоторое количество яиц, отложенных бабочками, развившимися из серых гусениц.

и в смешанных и в чистых насаждениях береста — гусеницы в IV и V возрасте оказались совершенно одинаковыми и принадлежали к ярко выраженному I типу, свойственному чистым разреженным посадкам береста, в которых из года в год наблюдается массовое размножение ильмового ногохвоста. В это же самое время в природе — в смешанных посадках станции и байрачном лесу «Соленое» — наблюдалось соотношение типов гусениц, близкое к прошлогоднему. Из собранных в смешанных полосах 230 гусениц V возраста было 8% гусениц I типа, 50% II типа, 8% III типа, 34% IV типа.

Появление I типа гусениц в эксперименте не зависело от температуры и освещенности, так как одинаковый эффект получился и в разреженных посадках на водоразделе и в затененных сомкнутых смешанных посадках, где температура воздуха несколько ниже, и в лаборатории, где освещенность была еще меньшей, а температура не поднималась выше 20—22°. Не влияла на появление в эксперименте I типа гусениц и влажность, так как одинаковый эффект получился при содержании гусениц как в марлевых садках и садках из мельничного газа, так и в стеклянных сосудах, где влажность была выше и даже наблюдалось оседание капелек воды на стенках.

Не влияло и качество корма, так как при содержании гусениц в садке на бересте, где были найдены гусеницы II, III и IV типов и не было гусениц I типа, получались гусеницы исключительно I типа. Не влияло содержание кислорода и углекислоты в воздухе, окружающем гусениц, так как и в наиболее благоприятных условиях аэрации, в садках из мельничного газа в разреженных насаждениях на водоразделе, и в наименее благоприятных, в стеклянных сосудах в лаборатории, получился одинаковый результат. Еще более благоприятные условия аэрации имеют гусеницы, живущие в разреженных насаждениях в очаге массового размножения. Все они принадлежат к I типу.

Так как I тип гусениц в опытах появлялся при их совместном воспитании в самых различных условиях, было высказано предположение, не является ли само совместное существование, постоянный контакт гусениц друг с другом — причиной появления гусениц этого типа, а существование поодиночке — причиной появления других типов. Иными словами, не наблюдается ли у ильмового ногохвоста изменчивости, известной для стадных саранчовых [9, 10, 2] и некоторых совок [19, 20, 24] и получившей название фазовой. Для проверки этого предположения 30 мая в окрестностях Деркульской станции были собраны гусеницы II и III и IV возрастов и разделены на две части. Гусеницы одной части содержались до V возраста совместно, а другой — поодиночке. Опыты проводились в лаборатории. Кормом для гусениц служили листья береста с одного и того же дерева. Из 51 гусеницы, содержавшихся в одном садке (стеклянном сосуде), все гусеницы по окраске и поведению принадлежали к I типу. Такой же результат был получен при содержании гусениц по 2—3 шт. в широких пробирках. При одиночном содержании в таких же пробирках были получены в V возрасте гусеницы II, III и IV типа, но не было ни одной гусеницы I типа (табл. 2). Таким образом, эти опыты показывают, что при скученном образе жизни гусениц ильмового ногохвоста появляется определенный тип морфо-функционального состояния (I тип гусениц), характерный для гусениц в очагах массового размножения. При одиночном образе жизни формируются три других типа, характерные для насаждений и лесов, где не наблюдается массового размножения этого вида.

Для того чтобы выяснить, в каком возрасте совместное обитание уже не приводит к появлению в V возрасте гусениц I типа, в смешанных посадках были собраны и содержались совместно до V возраста 5 гусениц II возраста (I возраст в это время уже не встречался), 13 — III возраста и 14 — IV возраста. В V возрасте все гусеницы имели окраску

Таблица 2

Соотношение типов гусениц, взятых из смешанных посадок, при одиночном содержании до V возраста

Возраст гусениц в начале содержания	Число гусениц в V возрасте по типам			
	I тип	II тип	III тип	IV тип
II	—	10	—	1
III	—	8	1	1
IV	—	6	—	2
Всего	—	24	1	4

I типа, за исключением одной, которая содержалась с IV возраста; она имела окраску, промежуточную между I и IV типами. Весьма показательно, что хотя в IV возрасте уже проявляется характерная окраска того или иного типа, при скученном содержании окраска II, III и IV типов изменяется на характерную окраску I типа. Только в конце IV возраста, перед линькой на V возраст, совместное существование уже не вызывает соответствующих изменений в окраске. Интересно, что гусеницы из смешанных посадок (существовавшие поодиночке) в общем садке в первое время оказываются более возбужденными (быстро передвигаются, при встрече друг с другом бьют головой и задним отделом тела), чем гусеницы из очага массового размножения, помещенные в садок такого же размера и в таком же числе.

При одиночном содержании гусениц, взятых из очага массового размножения, результаты получились несколько отличными от результатов опытов над гусеницами из смешанных полос, где не наблюдалось массового размножения ногохвоста (табл. 3): часть гусениц, содержавшихся поодиночке начиная с III и IV возраста, в V возрасте имела характерные особенности I типа. Видимо, скученное существование предшествующих поколений отразилось на данном поколении таким образом, что переход в одиночные формы стал более затруднительным, чем обратный переход одиночных в форму скученного существования.

Таблица 3

Соотношение типов гусениц, взятых из чистых насаждений береста, при одиночном содержании до V возраста

Возраст гусениц в начале содержания	Число гусениц в V возрасте по типам			
	I тип	II тип	III тип	IV тип
II	—	6	—	—
III	3	11	—	—
IV	5	1	—	—
Всего	8	18	—	—

Одиночные и массовая формы гусениц ильмового ногохвоста — это различные формы существования вида, приспособленные к различным условиям лесопосадок и естественных лесов. Изменчивость гусениц ного-

хвоста того же порядка, что и фазовая изменчивость некоторых саранчовых и совок. Как и у саранчовых [2], массовая форма ногохвоста с ее характерными особенностями поведения и морфологии возникает в результате воздействия особей друг на друга. Это воздействие, характер которого пока неясен, приводит к повышению возбудимости нервной системы гусениц, усилению обмена веществ, что в свою очередь приводит к отложению в гиподерме и кутикуле характерных для массовой формы черных и желто-зеленых пигментов. Этим, собственно, и объясняется тот факт, что в очаге массового размножения отсутствуют другие типы гусениц, кроме I типа. Характерно, что гусеницы I типа в смешанных посадках и байрачных лесах встречаются в тех местах, где создаются условия для возникновения небольших локальных очагов. В таких местах они никогда не встречаются поодиночке: обычно их бывает по 2—3 на ветке. Вероятно, в этом случае, при более значительной плотности гусениц на дереве, появляется рефлекс скучивания, подобный рефлексу скулиживания у стадных саранчовых.

Как и у саранчовых [10], массовая форма ногохвоста имеет более стандартную окраску, чем одиночные формы, которым свойственно значительное варьирование в окраске.

Как и у саранчовых, массовая форма у ногохвоста возникает при уплотнении популяции, происходящем в годы массового размножения; при разреживании популяции возникают переходные и одиночные формы. В 1952 г. в центре очага массового размножения, где наблюдалась смертность гусениц от бактериоза и вследствие этого популяция была сильно разрежена, были найдены гусеницы II и IV типов; в 1951 г. там встречался только I тип гусениц.

Как и у саранчовых, у ильмового ногохвоста существует непрерывный ряд переходов от массовой формы к одиночным. Одиночные формы, как и у саранчовых [18], окрашены под цвет окружающего фона, но, в отличие от них, у ногохвоста имеется не одна, а две одиночные формы: светлозеленая, окрашенная под цвет листвы,— листовая форма (III тип) и серая, окрашенная под цвет коры,— кóровая форма (IV тип). II тип гусениц, как выяснилось в результате исследований 1952 г., представляет собой непрерывный ряд переходных форм от формы массового размножения (I тип) к одиночным (III и IV типы). Выяснение характера влияния гусениц друг на друга при совместном существовании, а также причин, вызывающих появление той или иной одиночной формы,— задача дальнейших исследований.

Как и у саранчовых [21], у массовой формы ногохвоста в кутикуле в большом количестве откладывается меланин, отсутствующий или встречающийся в минимальном количестве у одиночных форм; как и у саранчовых [21], жировое тело у массовой формы более развито, чем у одиночных.

Таким образом, массовая форма ильмового ногохвоста характерна для степной полосы европейской части СССР (юго-восток УССР, Ростовская и Сталинградская обл.) и приурочена к чистым насаждениям ильмовых без подлеска и кустарниковой опушки, т. е. к таким насаждениям, в которых создаются условия для массового размножения этого вредителя. В смешанных посадках и байрачных лесах, по крайней мере на юго-востоке УССР, имеются условия, препятствующие массовому размножению ильмового ногохвоста и созданию скученной популяции. В них вид стойко существует в одиночных формах, давая лишь локальные, крайне незначительные очаги массовой формы. На северной границе ареала ильмового ногохвоста, в Каменной степи (Воронежская обл.), даже в чистых насаждениях ильмовых гусеницы ногохвоста в 1952 г. встречались очень редко. Еще до ухода гусениц в почву для окукливания за 8 часов тщательных поисков в Докучаевских посадках Института землеведения удалось найти только 36 гусениц; 12 из них принадлежали

к IV типу, 15 — к III типу и 9 — ко II типу. Массовая форма гусениц в сборах отсутствовала. Большой процент гусениц листовой формы (более 40%), видимо, связан с бо̀льшим развитием листовой массы в этих посадках, чем в более южных посадках Деркульской станции.

Фазовая изменчивость среди чешуекрылых распространена, вероятно, довольно широко. Она описана уже для совок Laphygma exigua Hübn., L. exempta Walk., Spodoptera abyssinia Guen. и Plusia gamma L. [19, 20, 24, 25], у которых путем скученного или одиночного содержания были получены соответственно темные, меланистические или светлые гусеницы. Параллельные наблюдения в природе показали, что темные гусеницы преобладают в годы массовых размножений этих видов, в то время как светлые гусеницы встречаются в периоды депрессий численности этих вредителей.

Как и у ильмового ногохвоста, у наземной совки Laphygma exempta, по данным Матте (Matteé [23]), переход одиночной формы в массовую совершается более быстро, чем переход массовой формы в одиночную. При скученном содержании гусениц, в течение нескольких поколений существовавших в одиночной форме, происходит 100%-ный переход их в массовую форму, в то время как процент одиночных форм при одиночном содержании потомства массовой формы лишь постепенно увеличивается от поколения к поколению.

Надо полагать, что изменчивость насекомых, вызванная скученным или одиночным существованием, распространена более широко, чем это предполагалось до сих пор. Однако совершенно неверно связывать явление фазовой изменчивости с наличием способности к миграциям на далекое расстояние [9, 19, 20]. Скорее наоборот, скученное существование вызывает образование стай и кулиг, способных мигрировать, но миграций у некоторых видов может и не быть. Неверно также считать, что образование массовой формы происходит под воздействием каких-то, еще не выясненных климатических условий [9, 18], благоприятных для образования данной формы. Опыты показывают, что не климатические условия, а воздействие особей друг на друга приводит к образованию этой формы. При благоприятных условиях для вспышек массового размножения (это приложимо как к саранчовым, так и к чешуекрылым) численность популяции нарастает, отдельные особи оказываются в близком соседстве друг с другом и у них проявляется рефлекс скучивания, который не может проявиться при разрозненном существовании из-за значительной удаленности одной особи от другой. Скучивание (или скулиживание) особей и дальнейшее совместное существование приводят к образованию массовой формы. При разреживании популяции, даже в тех условиях, где существует массовая форма, особи приобретают признаки, характерные для одиночных форм. Таким образом, не климатические, а внешние условия для каждой особи в виде группы других особей, существующих вместе с ней и воздействующих на нее,— вот причина появления массовой формы (и фазовой изменчивости в целом) у саранчовых и чешуекрылых. Климатические факторы могут лишь создать условия для вспышек массового размножения и скучивания популяции, а тем самым — для возникновения массовой формы, но не вызывают непосредственно превращение одиночной формы в массовую.

6. Меры по предупреждению вспышек массового размножения и борьба с ильмовым ногохвостом

Шевырев [17] рекомендует следующую систему мероприятий по предупреждению вспышек массового размножения и борьбе с ильмовым ногохвостом, которая может быть применима и в настоящее время: привлечение насекомоядных птиц путем разведения кустарниковой опушки и развешивания искусственных гнезд; сокращение числа саженцев ильмо-

вых пород в посадках и размещение их на большом расстоянии один от другого; при вспышках массового размножения — ручной сбор гусениц старших возрастов, окапывание ценных питомников канавой, рыхление и перекапывание осенью почвы на глубину 8—10 см для того, чтобы извлечь куколок на поверхность почвы, где они погибают от мороза или уничтожаются птицами.

К этому комплексу мероприятий следует добавить следующую рекомендацию: для чистых изреженных полос, где наблюдается массовое размножение ногохвоста,— вырубание корневой поросли ильмовых как в полосе, так и выходящей за опушку, а также подсадку кустарникового яруса из татарской жимолости или татарского клена.

Для истребления гусениц в периоды массового размножения, кроме ручного сбора и ловчих канав, применяется опрыскивание и опыливание ядами кишечного и общего действия. Положительные результаты дает применение ДДТ и ГХЦГ [8].

Проведение ежегодного учета различных типов гусениц ильмового ногохвоста с параллельным вскрытием гусениц и куколок даст работникам по надзору за вредителями лесопосадок материал для составления прогнозов численности этого вредителя в следующем году. Увеличение процента стадной формы гусениц и хорошая их упитанность будут свидетельствовать о приближении вспышки массового размножения, а уменьшение процента стадной формы и их плохая упитанность — о состоянии депрессии численности вида. Метод прогнозов численности насекомых-вредителей по их морфо-функциональному состоянию, разработанный Д. М. Федотовым [11, 12] и успешно примененный для клопа-черепашки, оказывается применимым и для других вредителей, в том числе и вредителей лесного хозяйства.

Заключение

Изучение ильмового ногохвоста проводилось для выяснения влияния различного типа лесопосадок на морфо-функциональное состояние этого вредителя. Были выбраны два типа лесопосадок — чистые разреженные насаждения ильмовых и сомкнутые смешанные. Популяция ногохвоста в чистых насаждениях оказалась экологически и морфологически резко отличной от популяции смешанных насаждений: в то время как в чистых насаждениях гусеницы были окрашены однотипно в желто-зеленый цвет с темными полосами и пятнами, имели хорошо развитое жировое тело и отличались большой подвижностью и быстрой реакцией на сотрясения дерева, в смешанных посадках преобладали серо-зеленые, серые и светлозеленые гусеницы, с менее развитым жировым телом, мало подвижные, особенно днем, слабо реагирующие на раздражения. Морфофункциональные особенности каждого типа гусениц оказываются приспособительными в условиях того или иного типа насаждений.

Эксперименты, поставленные для выяснения характера влияния среды на появление того или иного типа гусениц, показали, что тип характерный для чистых насаждений, где наблюдается массовое размножение ногохвоста, возникает при скученном обитании гусениц, что имеет место при массовом размножении; при разрозненном, одиночном существовании возникают иные типы гусениц, характерные для смешанных посадок.

* * *

Весной 1953 г., когда статья находилась в наборе, были получены новые данные о фазовой изменчивости гусениц ильмового ногохвоста. В новом поколении гусениц, полученном от серых (IV тип), при совм

стном содержании все гусеницы принадлежали к массовой форме (I тип).

В посадках Деркульского конезавода в 1953 г. численность ногохвоста резко снизилась. Плотность яиц уже составляла 1 на 45 листьев. Заметного объедания деревьев уже не наблюдалось. Вследствие разреживания популяции появились переходные и одиночные формы. Из 252 гусениц было найдено 98 массовых (I тип), 114 переходных (II тип), 14 светлозеленых (III тип) и 26 серых (IV тип).

Для выяснения характера воздействия гусениц друг на друга были поставлены опыты по выключению отдельных рецепторов. При содержании гусениц поодиночке в закрытых стеклянных стаканчиках, помещенных в садок с группой гусениц (воздействие могло быть только через зрительные рецепторы), были получены только переходные и одиночные формы. Такой же результат был получен и при содержании гусениц в обернутых пергаментом стаканчиках, закрытых колпачком из мельничного газа (воздействие могло быть только через обонятельные рецепторы). При механическом раздражении гусениц, содержащихся в широких пробирках с кусочками дерева и постоянно носимых с собой, были получены гусеницы только массовой формы. Такой же результат был получен при содержании гусениц ногохвоста с гусеницами различных пядениц. Таким образом, результаты этих опытов показывают, что образование массовой формы происходит в результате механического раздражения, что как раз и наблюдается при скученном образе жизни в очагах массового размножения.

Литература

1. Андрианова Н. С., Вредные насекомые древесно-кустарниковых пород в районе трассы Камышин — Сталинград и борьба с ними, Зоол. журн., т. XXIX, вып. 3, 1950.— 2. Бей-Биенко Г. Я. и Мищенко Л. Л., Саранчёвые фауны СССР, Изд-во АН СССР, 1951.— 3. Министерство лесного хозяйства. Надзор за хвое- и листогрызущими вредителями в лесах и прогноз их массовых размножений (составлено А. И. Ильинским), Гослесбумиздат, 1952.— 4. Плотников В. И., Some observations on the variability of Locusta migratoria L. in breeding experiments, Bull. Entom. Res., 14, 1924.— 5. Померанцев Д. В., Вредные насекомые и борьба с ними в лесах и лесных полосах юго-востока европейской части СССР, 1949.— 6. Римский-Корсаков М. Н. (ред.), Лесная энтомология, Гослесбумиздат, 1949.— 7. Сахаров Н. Л., Вредные насекомые Нижнего Поволжья, Саратов, 1947.— 8. Старк В. Н. (ред.), Вредители и болезни полезащитных лесных насаждений, Сельхозгиз, 1951.— 9. Уваров Б. П., A rivision of the genus Locusta L. (Pachytylus. Fieb.) with a new theory as to periodicity and migrations of Locusts, Bull. Entom. Res., 12, 1921.— 10. Уваров Б. П., Locusts and grasshoppers, London, 1928.— 11. Федотов Д. М., Функциональные изменения имаго вредной черепашки Eurygaster integriceps Put. в годичном цикле, Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1946.— 12. Федотов Д. М., Изменения внутреннего состояния имаго вредной черепашки Eurygaster integriceps Put. в течение года, сб. «Вредная черепашка», Изд-во АН СССР, 1947.— 13. Шаров А. Г., Зависимость морфо-функционального состояния гусениц ильмового ногохвоста от характера лесопосадок на юго-востоке УССР, ДАН СССР, т. LXXXIV, № 4, 1952.— 14. Шаров А. Г., Фазовый характер изменчивости гусениц ильмового ногохвоста, ДАН СССР, т. LXXXVIII, № 5, 1953.— 15. Шевырев И. Я., О вредных насекомых степных лесничеств в 1889 г., отчет Лесному департаменту, СПб., 1891.— 16. Шевырев И. Я., Вредные лесные насекомые южной России, наблюдения 1891 г., СПб., 1892.— 17. Шевырев И. Я., Описание вредных насекомых степных лесничеств и способов борьбы с ними, СПб., 1893.— 18. Щербиновский Н. С., Пустынная саранча шистоцерка, Сельхозгиз, 1952.— 19. Faure J. C., Phase variation in the army worm Laphygma exempta Walk., Sci. Bull. Dep. Agric. For. S. Afr., No. 234, Pretoria, 1943 (цит. по Rev. Appl. Ent., A, 32, No. 8, 1944).— 20. Faure J. C., The phases of the lesser army worm Laphygma exigua Hübn., Farming in S. Afr., 18, No. 203, 1943 (цит. по тому же источнику).— 21. Goodwin T. W., The biochemistry of locust pigmentation. Biol. Rew., 27, No. 4, 1952.— 22. Matteé J. J., Biochemical differences between the solitary and gregarous phases of Locusts and Noctuids, Bull. Ent. Res., 36, 1945.— 23. Matteé J. J., A study of the army worm (Laphygma exempta Walk.), J. Ent. Soc. S. Afr., 9, No. 1, 1946.— 24. Matteé J. J., Phase variation in the lawn caterpillar (Spodoptera abyssinia Guen.), J. Ent. Soc. S. Afr., 10, No. 1, 1947 (цит. по Rew. Appl. Ent., A, 37, No. 10, 1949).— 25. Williams C. B. a. Long D. B., Phase coloration in larvae of Lepidoptera, Nature, 166, No. 4233, 1950.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

К МОРФОЛОГИИ НАРУЖНЫХ ПОЛОВЫХ ПРИДАТКОВ ДВУКРЫЛЫХ

И. А. РУБЦОВ

Зоологический институт Академии наук СССР

Морфологический план строения сегментов брюшка и IX полового сегмента, установленный работами русских ученых начиная с А. Ковалевского [4] и Ганина [2] преимущественно на картинах эмбрионального развития насекомых, имеет, повидимому, общее значение для всех насекомых. Он подтверждается, в частности, для короткоусых двукрылых (Рубцов [8]).

В настоящей статье автор ставит своей задачей описание и попытку морфологической трактовки наружных половых придатков и конца брюшка длинноусых двукрылых на примере семейства мошек (Simuliidae).

Практическая необходимость подобных исследований объясняется и оправдывается прежде всего тем крупным значением, которое имеют половые придатки в систематике почти любой группы насекомых. Первостепенную роль они играют и в систематике двукрылых.

Морфологическая трактовка половых придатков имеет важное значение также для рационализации и разработки единой и оправданной терминологии. В настоящее время почти в каждом семействе энтомологи пользуются самыми разнородными и одинаково не оправданными терминами. Рационализация терминологии на единых морфологических основаниях уже давно осуществлена, например, у маммалиологов и орнитологов и способствует не только взаимному пониманию, но и прогрессу науки. Подобная задача в отношении половых придатков насекомых остается пока остро назревшей нуждой у энтомологов.

В связи с попыткой морфологической трактовки копулятивных придатков мы вынуждены самым кратким образом напомнить некоторые современные представления о происхождении их и местоположении в брюшке насекомых, как они принимаются после работ Ковалевского [4], Ганина [2], Беккера [1], Махотина [5] и др.

1. В анцестральном брюшке двукрылых было, как и у других насекомых, по меньшей мере 12 сегментов.

2. Анальное отверстие открывается на XII сегменте (или его дериватах). Половое отверстие у подавляющего большинства современных насекомых, в частности у двукрылых, у самцов открывается между IX и X стернитами. У самок (внешне) оно сдвигается к VIII сегменту.

3. IX половой сегмент у насекомых гомодинамен другим сегментам брюшка.

4. Современное строение брюшного сегмента насекомых является вторичным упрощением. Первично у предков насекомых наблюдалось большее сходство между сегментами брюшка и груди. В частности, по крайней мере некоторые брюшные сегменты имели вентральные придатки, подобные тем, которые наблюдаются ныне на груди. Первичный план строения сегмента (набора и расположения склеритов) яснее всего сохранился на сегментах с наибольшей функциональной нагрузкой, каковыми можно считать, например, II сегмент груди или IX половой сегмент брюшка.

5. На IX сегменте сохранились брюшные придатки, гомологичные ножкам (гоноподиты). Церки являются придатками XI сегмента.

6. Каждому брюшному сегменту из числа первых семи-восьми соответствует пара дыхалец. Счет первых семи сегментов возможно вести по дыхальцам даже в тех слу-

чаях, когда сегменты редуцируются; последующими опорными точками для различения IX—XI сегментов может служить положение полового и анального отверстий.

7. Генитальные придатки, за исключением фаллуса и аподем, представляются не новообразованиями, но связаны в своем возникновении с прежде существовавшими склеритами брюшка.

Основное значение в образовании наружных гениталий двукрылых имел IX сегмент, особенно его стернальные и плевральные склериты. Однако в функциях наружных гениталий у двукрылых подсобное значение могут иметь X сегмент, придатки XI и предыдущие: VIII, VII, VI, V, а иногда даже II—IV стерниты. Фаллус (phallus), связанный в своем происхождении с семяизвергательным каналом и его выводным отверстием, представляется своеобразным морфологическим образованием, гомологов которому нет на других сегментах брюшка или груди. Функции фаллуса могут в значительной их части выполняться у двукрылых морфологически различными дериватами IX и других сегментов брюшка.

Основным тезисом является ныне достаточно общепринятое положение о том, что IX генитальный сегмент гомодинамен прочим сегментам брюшка и груди и в соответствии с этим имеет общий исходный план строения.

В связи с этим представляется здесь уместным коснуться основных различий между брюшными и грудными сегментами. Снодграсс (Snodgrass [10]) сводит эти различия к следующим: 1) противоположное налегание стернальных пластинок: у груди задних на передние, у брюшка передних на задние; 2) перенос прикрепления большого вентрального мускула с интерсегментальных на сегментальные склериты; 3) независимость первичной и вторичной склеротизации.

Эти различия касаются прежде всего сравнения грудных сегментов с типичными брюшными предгенитальными сегментами, которые ныне не имеют придатков типа ножек. Последний пункт различия не может быть безоговорочно распространен на IX генитальный сегмент в связи с наличием у него гомодинамных придатков — гоноподитов. Учитывая эти оговорки, надо признать, что принципиальных отличий между грудными и брюшными сегментами нет.

Общий план строения грудного сегмента у насекомых

Наибольшей сложностью и в то же время наибольшей близостью к общему плану строения сегмента насекомых отличается у мух II грудной сегмент — среднегрудь (mesothorax).

Общий исходный план расположения склеритов в грудном сегменте у Pterygota представляется в следующем виде (рис. 1, *Б*). В кольце сегмента можно различать шесть граней: дорзальную, вентральную и латерально — по две плевральных грани; между плевритами с каждой стороны тела имеется по ножке. Склерит дорзальной стороны — тергит (*T*) в процессе эволюции приобретает, и особенно у мух, вторичные подразделения. Плевральные склериты, окружающие ножку, в первичном плане могут быть разделены на дорзолатеральные — над ножкой и вентролатеральные — под основанием ножки. Это — расположенный дорзально анаплеврит (*Apl*) и ближе к основанию ножки в непосредственном контакте с ним — коксоплеврит (*Cxpl*). Вентрально от основания ножки располагался третий плевральный склерит — стерноплеврит (*spl*).

Вентральная сторона сегмента составляется у Pterygota обычно более или менее сложным комплексом склеритов, имеющим общее название стернита. Как правило, в первичном плане стернита удается различить две части: переднюю — базистернум (basisternum) и заднюю — фуркастернум (furcasternum).

В связи с сложной функциональной нагрузкой, которую получила ножка как орган опоры и передвижения, проксимальный членик его — субкокса, для укрепления коксы образовал три названных плевральных склерита, которые в последующей эволюции вместе с стернитом претерпели дальнейшие преобразования. Вероятная эволюция этого исходного плана строения среднегрудного сегмента представляется в следующем виде (рис. 1, *В*). Передняя часть анаплеврита и его передняя вентрально простирающаяся лопасть образует так называемый эпистернит (*Eps*), соединяющийся через переднюю часть стерноплеврита со стернитом (*Acx*), точнее с базистернумом. Это, по терминологии Снодграсса, — антекокса (antecoxa). Задняя часть анаплеврита сливается с соответст-

венной частью коксоплеврита, образуя эпимерит (*Epm*). Эпимерит через задние части коксоплеврита соединяется со стернитом, точнее с фурка-

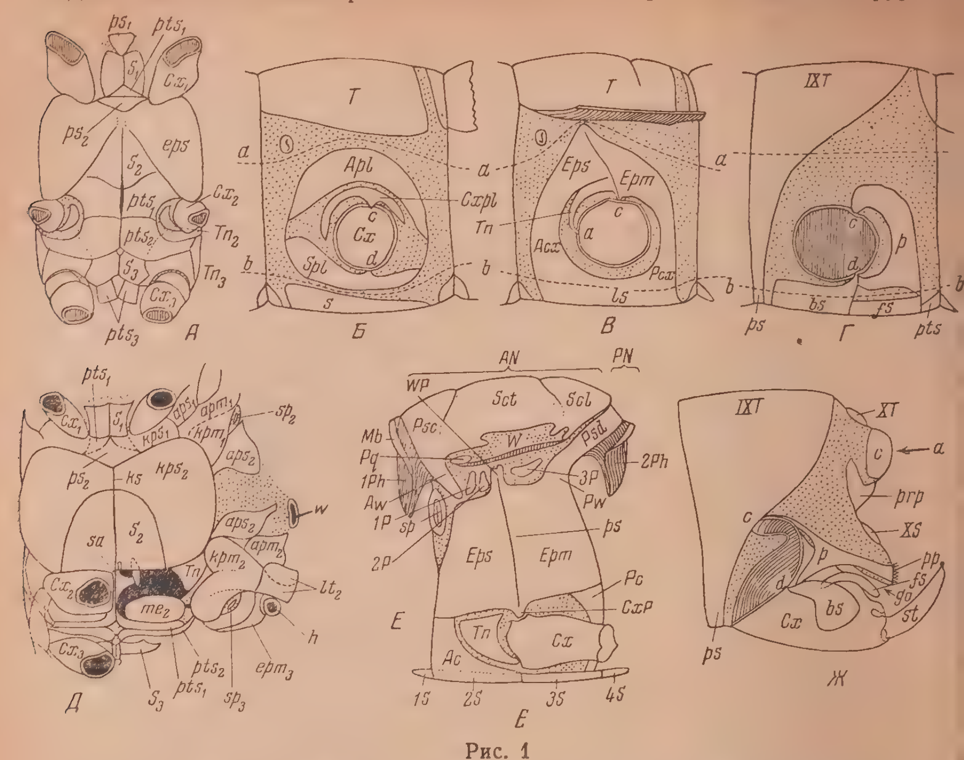


Рис. 1

А — схема строения груди у Tipulidae. *Cx* — гонококситы, *eps* — эпистернит, *ps* — престернум, *pts* — постстернум, *S* — стернит, *Tn* — трохантин; *1, 2, 3* — передний, средний и задний сегменты груди соответственно

Б — схема вероятного первичного строения насекомых (по Снодграссу [10]). *a — a* — граница между дорзальными и плевральными областями сегмента, *b — b* — граница между вентральной и плевральными частями сегмента, *Apl* — анаплеврит, *c* — дорзальное сочленение коксы с коксоплевритом (*Cxpl*), *d* — вентральное сочленение коксы с стерноплевритом (*Spl*). *T* — тергит. Прочие обозначения, как на фиг. *А*

В — схема эволюции первичного сегмента насекомых в грудной сегмент (по Снодграссу [10]). *Acx* — антекокса, *a* — переднее сочленение коксы с трохантином, *Epm* — эпимерит, *Eps* — эпистернит, *ls* — латеростернит, *Pcx* — посткокса. Прочие обозначения, как на предыдущих фигурах

Г — схема вероятной эволюции первичного сегмента в половой сегмент насекомых. *bs* — базистернум, *fs* — фуркастернум, *p* — гоноплеврит. Прочие обозначения, как на предыдущих фигурах

Д — схема строения грудного сегмента у сем. Simuliidae. *apm* — анепимерум, *aps* — анепистернум, *pm* — эпимерит, *h* — жужжальце, *kpm* — катэпимерум, *kps* — катэпистернум, *ks* — шов между катэпистернитами, *lt* — латеродорзальные склериты неясного происхождения, me_2 — мерон, *sp* — дыхальце, *sa* — — внутренние выросты постстернума, *W* — основание крыла. Цифрами обозначены сегменты груди спереди назад. Прочие обозначения, как на предыдущих фигурах

Е — схема строения среднего грудного сегмента сбоку (по Снодграссу [10], с небольшими изменениями). *Ac* — прекоксальный склерит, *AN* — среднегрудь, *Aw* — предкрыловой вырост, *CxP* — плевральный сочленовный бугорок, *Mb* — акротергит, *P* (*1P*, *2P*) — пред= и (*3P*) закрыловые склериты, *Pc* — заднекоксальный склерит, *Ph* — фрагмы, *Psc* — прескутум, *Ps* — плевральная борозда, *Psd* — акротергит, *Pq* — надкрыловой склерит, *PN* — постнотум, *Sct* — скутум или среднеспинка, *scl* — заднеспинка, *WP* — плевральный крыловой бугорок, *W* — основание крыла. Прочие обозначения, как на предыдущих фигурах

Ж — схема строения гениталий Simuliidae сбоку. *a* — анальное отверстие, *c* — церка; *go* — половое отверстие, *pp* — парамеры, *prp* — парапрокты, *st* — гоностили. Прочие обозначения, как на предыдущих фигурах

стернумом, образуя посткоксу (Postcoxa, *Pcx*), по терминологии того же автора. Вопрос о том, какие морфологические элементы принимают участие в образовании антекоксы и посткоксы, точно не выяснен, т. е. остается неясным, какую роль здесь играют эпимерит и эпистернит, а с другой стороны — стерноплеврит. Общепринято, однако, что стерноплеврит сливается со стернитом собственно, так что боковые края стернита современных насекомых морфологически включают в себя стерноплевриты. Эти боковые края, обозначаемые как латеростерниты (*ls*), отделяют стернит собственно от основания коксы.

Передняя часть коксоплеврита остается обычно обособленной, располагаясь между эпистернитом и передней или вентральной частью коксы (*a*), и называется трохантином (*Tn*). Второе сочленение коксы с плев

ральными склеритами осуществляется дорзально, в месте шва между эпистернитом и эпимеритом. Это латеральное сочленение коксы (*c*). Тергит и стернит претерпевают также некоторую, характерную для всех или, по крайней мере, для большинства Pterygota, эволюцию, в частности, она отчетлива и у двукрылых. Особый интерес представляет эволюция стернита в связи с тем, что половое отверстие открывается на вентральной стороне тела, позади IX стернита. Из межсегментальной мембраны возникает поперечный склерит, который остается всегда непарным и у сегментов груди предшествует базистернуму. Этот склерит получил название престернума (praesternum, *ps*). Позади фуркастернума, также из межсегментальной мембраны, обычно возникает последний склерит — постстернум. Постстернум, как и два предыдущих стернальных склерита, т. е. базистернум и фуркастернум, разделяется медиально и у мух представляется парным. Таким образом, стернит составляется семью склеритами: один престернум, два склерита базистернума, за ним два склерита фуркастернума и, наконец, два склерита постстернума.

Таким образом, в стерноплевральной области грудного сегмента двукрылых, в первичном его плане возможно различать до 17 основных склеритов (не считая телоподитов) (рис. 1, *Е*): 10 плевральных склеритов (эпимерит, эпистернит, трохантин, антекокса и посткокса, с каждой стороны) и семь только что названных склеритов стернита. В последующем эпистернит и эпимерит могут вторично делиться продольно и поперечно, образуя каждый по четыре склерита. Кроме того, не исключена возможность вторичной склеротизации некоторых участков плевральной области. На последнем, в необходимых случаях, мы остановимся впоследствии. Дробление же эпистернита и эпимерита является, повидимому, частным случаем специализации среднегруди у некоторых групп двукрылых и в общем плане склеротизации сегмента может быть опущено.

Здесь важно обратить внимание на общий единый план соединения склеритов сегмента и особенно плевритов между собой и по отношению к коксе. Любой склерит может в последующей эволюции трансформироваться самым различным образом: увеличиваться, дробиться, сокращаться в размерах и вовсе исчезать или сливаться с соседними, но он не может, как шахматный конь, перескакивать через склерит, хотя его перемещения по швам и плевральным участкам и могут иногда создавать подобные впечатления. Однако изучение швов, мускулатуры на фоне общего плана в большинстве случаев позволяет восстановить истинную принадлежность склеритов к основным элементам сегмента. С этой точки зрения, важно обратить внимание на то, что вентральный край эпистернита в месте соединения с эпимеритом причленяется к латеральной ямке коксы (*c*), а трохантин — к вентральной (*d*). Эпистернит (*Eps*) соединяется через антекоксу (*Acx*) с базистернумом (*bs*). Эпимерит (*Epm*) через посткоксальный склерит (*Pcx*) соединяется с фуркастернумом (*fs*).

Все или почти все названные склериты, в плане, здесь намеченном для среднего грудного склерита примитивного насекомого, можно при внимательном исследовании обнаружить у подавляющего большинства длинноусых двукрылых (рис. 1, *А*, *Д*). У короткоусых ряд склеритов редуцируется, однако возможно установить радуцировавшиеся склериты и, таким образом, восстановить общий план строения грудного сегмента.

Как общий план строения грудного сегмента, так и его эволюция, конечно, не могут быть безоговорочно перенесены на строение и эволюцию IX генитального сегмента. Наличие полового отверстия на IX стерните ставит иные функциональные задачи перед телоподитами и склеритами полового сегмента и в связи с этим направили его эволюцию по собственному пути. Однако непредвзятое изучение генитальных придатков у двукрылых приводит к заключению о гомологичности кокситов и стилей полового сегмента ножкам груди, а элементов гипопигия (без phallus) — склеритам плевростернальной части сегмента. Это естественное с эволю-

ционной точки зрения допущение о первичном сходстве плана грудного и IX брюшного сегментов позволяет получить ценные указания о вероятном морфологическом значении порой совершенно несходных между собой образований в гениталиях.

Сегментация брюшка в сем. Simuliidae

Сегментация брюшка у обоих полов отчетливая и, пользуясь счетом дыхалец, легко различить восемь сегментов впереди IX полового сегмента.

I сегмент. Гомологизация I сегмента в прошлом встречала некоторые затруднения. Устроенный у обоих полов по одному плану, он отчетливо отделяется от остальных сегментов брюшка, выдаваясь в виде острого гребня с бахромкой из длинных волосков по дорзальной и латеральной

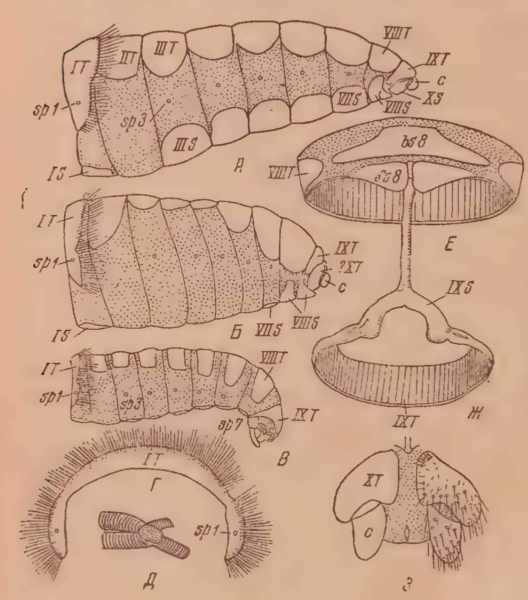


Рис. 2

А — схема брюшка у р. Astega, ♀; *Б* — схема брюшка у р. Simulium, ♀; *В* — схема брюшка у самца; *Г* — схема строения первого брюшного сегмента; *Д* — окончание второго дыхальца; *Е* — *Ж* — VIII (вверху) и IX (внизу) сегменты брюшка: *З* — X сегмент и церки брюшка самки (цифрами обозначены порядковые номера сегментов)· *c* — церки, *bs* — базистернум, *fs* — фуркастернум, *S* — стернит, *sp* — дыхальце, *T* — тергит

сторонам тела. Он тесно примыкает к грудному отделу, в связи с чем вначале его относили к грудному отделу. Наличие пары дыхалец в соответствующих местах (рис. 2, *Г, sp I*) и типичного стернита на вентральной стороне не оставляют сомнений, что это первый, хотя и сильно модифицированный, сегмент брюшка.

II сегмент. Сходен у обоих полов и существенно отличается от последующих сегментов брюшка. Тергит сильно развит. Стернит вовсе отсутствует, что находится, вероятно, в связи с нахождением внутри этого сегмента «желудка»: его наполнение и иногда очень значительное увеличение в объеме требует легкой растяжимости брюшка.

На месте отсутствующего стернита имеются волоски, такие же, как на последующих стернитах. Дыхальце иногда имеется, но у специализированных групп обычно отсутствует, хотя под кутикулой на соответствующем месте обнаруживается отросток основного ствола трахеи с редуцированным дыхальцем. Очевидно, что исчезновение наружного дыхальца здесь является вторичным и находится в связи с той же функциональной причиной, что и исчезновение стернита.

III — VII сегменты у самцов наиболее сходны между собой. Наблюдающиеся у разных видов отличия, очевидно, находятся в связи с типами питания, судя по соответствующей коррелятивной зависимости

строения ротовых придатков, приспособленных то к растительноядному питанию (первично), то к кровососанию (вторично).

У самцов III—VII сегменты в схеме (рис. 2, *В*) представлены кольцом, в котором дорзальную треть или половину составляет сильно хитинизированный тергит. Плевральные участки не склеротизированы, и на вентральных сторонах мембранозных перепонок располагаются дыхальца, до VII сегмента включительно. В каждом стерните, иногда кроме первого, наиболее модифицированного, можно различить переднюю, поперечно вытянутую часть, которая хитинизирована и не несет волосков, и большую заднюю, на которой имеются волоски. Никаких подразделений на тергитах не обнаруживается, и они сплошь покрыты волосками.

У самок стерниты на II—VII сегментах либо вовсе отсутствуют (у более специализированных кровососущих видов) (рис. 2, *Б*), либо встречаются лишь на VI—VII сегментах, либо сохраняются на III—VII сегментах (у некровососущих видов) (рис. 2, *А*).

Тергиты у самок развиты значительно слабее, чем у самцов, особенно у кровососущих форм, где они представлены квадратными или прямоугольными пластинками.

VIII сегмент у самцов мало отличается от предыдущих сегментов.

У самок VIII стернит существенно отличается от предыдущих. Тергит сильно развит и составляет около половины кольца сегмента. Дыхальца отсутствуют. Стернит представляется более сложным. В нем можно различать две части (рис. 2, *Е*). Основная симметричная, поперечная, на половину длины сегмента, более или менее сильно хитинизированная пластинка соответствует базистернуму (2, *Е, bs*). Вторая, задняя часть VIII стернита представляет пару медианно разделенных, сильно хитинизированных пластинок, соответствующих по связям и положению фуркастернуму (*fs*). В диагностике семейства они называются генитальными пластинками. Сразу позади генитальных пластинок, между ними, располагается наружное отверстие половых выводящих путей. Однако впереди и вентрально от выводного полового протока, внутри брюшка над центральной частью стернита, продольно располагается более или менее сильно хитинизированный склерит, состоящий из медианно расположенного стебелька, разделяющегося кзади на две ветви. Склерит носит название вилочки. Ветви вилочки непосредственно соединены с латеральными углами IX тергита. Таким образом, по своему положению вилочка соответствует стерниту IX сегмента и, очевидно, гомологична ему.

Таким образом, расположение полового отверстия у самок сразу за VIII стернитом представляется чисто внешним и, очевидно, возникло вторично. В действительности половые протоки следуют каудально от дериватов IX стернита, позади его, т. е. так, как это в схеме представляется у насекомых вообще.

IX и последующие сегменты брюшка. Совокупность IX и последующих сегментов брюшка образует у самцов наружные половые придатки, часто подогнутые под брюшко и потому называемые гипопигием. IX сегмент является наиболее сложно устроенным среди всех сегментов брюшка, особенно у самцов. Копулятивные функции насекомого осуществляются в основном склеритом этого сегмента. Преимущественно в той же функциональной связи протекает эволюция двух последующих сегментов: X и XI. Это обстоятельство наложило определенную печать на их развитие. Они более или менее рудиментарны и представляют функциональное дополнение к IX сегменту. Функционально это обычно цельный комплекс, к которому тяготеют, соответственным образом модифицируясь, и предыдущие сегменты: у низших, длинноусых, VIII и VII, а у высших короткоусых — до V включительно.

Рассмотрение плана строения IX сегмента составляет основную задачу настоящей статьи и потому на нем мы остановимся несколько подробнее.

В IX сегменте самцов сем. Simuliidae, как и ряда других семейств длинноусых, можно различать следующие склериты (спереди назад) (рис. 3): 1) базальное кольцо IX сегмента, или гонобазис (Gonobasis, *Gb*); 2) вентрально расположенная пара двучленистых половых придатков — гоноподитов (Gonopodites, *Gpd*); 3) гоностерн (Gonosternum, *Gs*) — непарный орган, расположенный между кокситами, под ними; 4) гонофурка (Gonofurca, *Gf*), расположенная под гоностерном, перед половым отверстием; 5) парамеры (Parameres, *Pp*) — всегда парное, обычно зубчатое, образование по сторонам от полового отверстия; 6) гоноплевриты (*p*) — всегда парное образование, располагающееся латерально от гоностерна, под гоноподитами.

Перечисленные склериты не имели в литературе определенного, тем более рационального названия. Терминологическая путаница в обозначениях наружных половых придатков является злом, нуждающимся в устранении, и проистекает из отсутствия сравнительно-морфологической трактовки склеритного происхождения гениталий у насекомых. Здесь выбраны среди множества синонимов термины, наиболее рациональные по содержащемуся в них морфологическому смыслу. Для склерита, который мы обозначаем по его морфологическому значению как гоностерн (gonosternum), существует большое число синонимов: aedeagus adminiculum, penis valvae, intercoxal piece, ventral plate и др. (см. ниже). Наиболее подходящим и не лишенным известного морфологического смысла представляется эдеагус. Но этот термин, предложенный колеоптерологами для фаллуса с прилежащими склеритами, с тех пор широко употреблялся в самом различном смысле: фаллуса, фаллуса + предшествующие склериты, в приводимом здесь смысле gonosternum; наконец, Снодграсс [10] употребляет его для обозначения дистальной части фаллуса, и т. п. Аналогичным образом термин «парамеры» (parameres), хотя и лишенный определенного морфологического смысла, среди длинного ряда синонимов представляется, на первый взгляд, наиболее подходящим для обозначения гонофурки. К сожалению, этот термин сильно испорчен тем, что парамерами у двукрылых называли буквально все парные элементы половых придатков. Несмотря на это, термин «парамеры» укрепился в последнее время лишь за парными придатками плеврального происхождения по сторонам от полового отверстия. Позади от парамер следуют рудименты X и XI сегментов и между ними половое отверстие. На них мы становимся далее. Теперь же перейдем к более детальному рассмотрению только что перечисленных склеритов.

Базальное кольцо, или гонобазис (Gonobasis) (рис. 3). Эта часть IX сегмента устроена довольно однообразно у разных видов семейства. В схеме она представляет билатерально симметричное кольцо, узкое с вентральной стороны и расширенное дорзально. При рассматривании кольца сбоку передний его край представляется более или менее прямым, задний выемчатым. Никаких складок или швов на протяжении всей окружности кольца обнаружить не удается. Какие морфологические элементы входят в состав латеральных частей кольца или склеротизация здесь целиком вторичная — неясно. Представляется вероятным, что дорзальная часть кольца составляется IX тергитом, вентральная же морфологически соответствует престернуму (praesternum), который возникает в результате вторичной склеротизации межсегментальной мембраны. Вероятно, вторичного происхождения и склеротизация латеральных частей базального кольца.

У других длинноусых базальное кольцо морфологически соответствует либо аналогичному образованию, либо группе склеритов, латерально разделенных мембраной. При этом стернальная часть не всегда бывает узкой, как в нашем случае. Нередко она развита так же, как и дорзальная часть. Возможно, что в некоторых случаях в базальное кольцо вливаются дополнительные склериты, что особенно вероятно на вентральной

стороне тела, и тогда уже нельзя говорить о гомологии этих образований. У короткоусых базальное кольцо отсутствует или, вернее, его вентральная половина сливается с последующими склеритами брюшка и вся стернальная половина IX сегмента подвижно сочленена с IX тергитом.

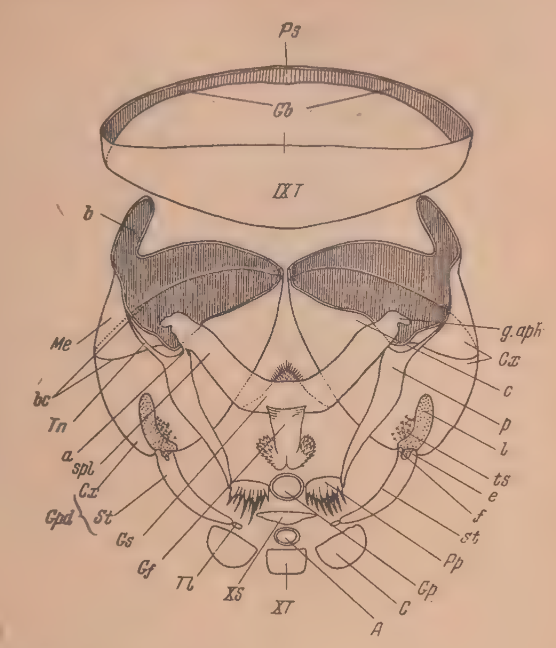


Рис. 3. Схематическое изображение гениталий самца у сем. Simuliidae (род Wilhelmia)

A — анальное отверстие, *a* — плевральное сочленение плевритов с гоностернами, *b* — латеральный вырост гоноподитов, *bc* — базикоксальный шов гоноподитов, *C* — церки, *c* — вентральный вырост гонококситов, *Cx* — гонококситы, *e* — наружное сочленение гонококситов с гоностилями, *f* — внутреннее сочленение гонококситов с гоностилями, *Gb* — гонобазис, или базальное кольцо, *Gp* — половое отверстие, *Gf* — гонофурка, *Gpd* — гоноподиты, *Gs* — гоностерн, *g. aph* — крючья гоностерна, *l* — выемка в гонококситах позади гоностилей, *Me* — мерон, *p* — плевриты, *Pp* — парамеры, *Ps* — престернум, *S* — стернит, *spl* — крючья гоностерна, *St* — гоностили, *T* — тергит, *Tl* — tenaculum, *Tn* — трохантин, *ts* — бугорок гонококсита

Гоноподиты (Gonopodites)

Синонимика: Appendages I, appendices superae, coxites, gonapophyses, gonopodes, styles, terminalia.

Наиболее заметными элементами гипопигия мошек, как и у других длинноусых двукрылых, являются вентрально расположенные двучленистые придатки, следующие сразу за базальным кольцом. На вершинном членике гоноподитов располагается один, а у р. Prosimulium и некоторых других бывает два и более сильных шипа. Вентрально-латеральными краями гоноподиты присоединяются к базальному кольцу, будучи отделены от него мембраной. Между гоноподитами, под ними, симметрично располагаются прочие элементы гениталий. Гоноподиты служат целям копуляции и приводятся в движение системой мышц, как показывает целый ряд исследований над различными группами (Беккер [1], Померанцев [6], Берлезе, Berlese [9], Вебер, Weber [12], Снодграсс [10] и др.), в основном аналогично расположенных и, повидимому, гомологичных мышцам грудных ног насекомого.

Гонококситы (Gonocoxites)

Синонимы: основные членики (Дорогостайский, Рубцов и Власенко [3]), базальные членики вальв (Рубцов [7]), appendices superae, Basal-Glied der Zange, basal segment of genital style, basistylus, coxites, gonostipes, premier article des forcipules, side pieces, stipes of gonopods, styles, Zange.

Базальный членик гоноподитов представляется рациональным назвать гонококситом, вершинный — гоностилем. Такие обозначения отражают вероятное морфологическое значение этих элементов и к тому же являются довольно употребительными обозначениями не только у диптерологов, но и вообще у энтомологов. Общий план строения гонококситов, их место, характер сочленения, мускулатура — весьма сходны у разных

видов. Важнейшие особенности этого общего плана сводятся к следующему.

Гонококситы в схеме имеют форму короткого цилиндра или усеченного конуса. Как правило, гонококситы бывают уплощены в дорзовентральном направлении и сдвинуты на вентральную сторону до такой степени, что соприкасаются проксимально основаниями по медианной линии.



Рис. 4. Схемы строения наружных половых придатков у разных групп сем. Simuliidae

А — Prosimulium, *Б* — Eusimulium, *В* — Boophtora, *Г* — Wilhelmia, *Д*—*Е* — Simulium, *Ж* — Eusimulium, *З* — Schonbaueria, *И* — гоностерн Simulium relictum Rubz., *К* — гоностерн Eusimulium aureum Fries, *Л* — гоностерн Simulium subornatum Edw., *М* — гоностерн Simulium ornatum Mg., *Н* — гоностерн Eusimulium nigritarsis Coq., *О* — гоностерн, парамеры, гонофурка у Eusimulium, *П* — гонофурка у Simulium subornatum: *aed* — гоностерн, *apl* — анаплеврит, *bp* — гонофурка, *ca* — тело гоностерна, *cx* — гонококсит, *d* — шипик на конце гоностилей, *ds* — шипики у основания гоностилей, *p* — плевриты, *pp* — парамеры, *s* — гоностили, *ts* — бугорок с чувствительными волосками, *z* — крючья гоностерна

Обычно продольное протяжение гонококсита превосходит его самый большой поперечный диаметр, особенно у групп с преобладанием первичных признаков[1] (Prosimulium, Astega, Parasimulium, некоторые Eusimu-

[1] К первичным признакам мы относим более длинную «комарообразную» форму тела, с относительно более длинными ногами, на которых отсутствуют такие специфичные признаки семейства, как «пятка» на первом членике задней лапки и бороздка на втором, небольших размеров голову, с более узким лбом, ротовые придатки без признаков приспособления к кровососанию, наличие дополнительной радиальной жилки на крыле и волоски на жилках вместо шипиков, не редуцированные или сохранившиеся в большей степени стерниты II—VII сегментов брюшка, относительно слабое развитие гоностилей, плоский гоностерн.

lium, Austrosimulium, Gigantodax и др.). У ряда наиболее специализированных групп семейства (Simulium, Odagmia и др.) поперечный диаметр гонококситов более или менее превосходит их продольное протяжение, что коррелятивно сопровождается удлинением гоностилей (рис. 4, *Д*, *Е*) Внутренние, как проксимальный, так и дистальный, края кокситов имеют более или менее значительные вырезы и всегда более слабую хитинизацию (рис. 4, *А* — *З*), что связано с необходимостью большей гибкости внутренней стенки, вызываемой характером сочленений с гоностилями и базальным кольцом. Сильные боковые аподемы гонококситов (*ap*) заходят внутрь базального кольца IX стернита, и к ним прикреплена значительная часть мускулатуры, приводящей в движение гоноподиты. Наиболее характерным и постоянным в гонококсите является наличие сочленовых поверхностей или бугорков и швов. Имеется три сочленовых бугорка. Первый проксимальный, расположенный латерально, соединяется с гоноплевритом и через него с гоностерном. Два дистальных — передний и задний — служат для сочленения гонококсита с гоностилями. Всегда имеется, хотя и не выражен в виде бугорка, проксимальный вырост внутренней стенки гонококсита, с которым сочленяются крючья гоностерна. В гонококситах Simuliidae всегда отчетливо выражен шов, проходящий вдоль проксимального края гонококсита (рис. 3, *bc*) на неравном расстоянии от него, соответствующий базикостальному шву ходильной ножки. У внутреннего края гонококситов шов резко приближается к краю, и на первом проксимальном бугорке он сливается с краем. Отделяемая швом базальная часть по форме и характеру связей может быть гомологизирована с мероном коксы. Внутри гонококсита шву соответствует утолщение, к которому прикрепляются мышцы, идущие в гоностили. Таким образом, наблюдается полное сходство планов строения гонококсита с коксой грудной ноги. Это сходство возрастает при изучении мышечной системы гонококсита. В гонококсите имеются две мощные мышцы (как и в коксе): первая (m. flexor styli) — мускул, смыкающий гоностили; его основание прикреплено к медианной половине гонококсита, а дистально расположенное сухожилие к медианному бугорку гоностилей (*е*). Вторая мышца (m. extensor styli), размыкающая гоностили, прикреплена основанием к латеральной части гонококсита, а дистальным сухожилием к латеральному бугорку гоностилей, т. е. так, как это наблюдается у коксы ножки с вертлугом.

Гоностили (Gonostylus)

Синонимика: вершинный членик вальв (Дорогостайский, Рубцов и Власенко [3], Рубцов [7]), clasp, claspers, cochlearium, deuxième article des forcipules, diststylus, Endglied der Zange, harpago, harpes, styles.

Вершинные членики гоноподитов, или гоностили, у представителей нашего семейства устроены относительно просто. У Prosimulium, Astega, Wilhelmia гоностили имеют форму конуса, слегка выгнутого или выпуклого снаружи. Они обычно значительно тоньше и короче кокситов, несут на конце один или несколько шипов и сходны с таковыми у многих других семейств длинноусых (Chironomidae, Culicidae). У более специализированных групп (Simulium, Eusimulium) гоностили крупные и значительно варьируют по форме. У одних (р. Wilhelmia) гоностили сильно уменьшаются и представляются в виде крючков по сравнению с гонококситами (рис. 4, *Г*), у других групп они уплощаются, расширяются, удлиняются, превосходя гонококситы по длине в два-три раза и иногда достигая их ширины (рис. 4, *В*, *З*). У наиболее специализированных видов можно отметить тенденцию расширения дистальной части гоностилей и образование бугорков на внутреннем, проксимальном крае стилей. Бугорки эти иногда вытягиваются в лопасти, покрыты короткими густыми волосками или усажены шипиками и несут, повидимому, чувствительные функции

(рис. 4, *Д*, *E*, *ts*, *ds*). У Wilhelmia, где гоностили очень сильно редуцированы в размерах, аналогичные по внешнему строению бородавочки возникают в дистальной части внутренней поверхности гонококситов (а не гоностилей). Таким образом, вторичные, внешне сходные, повидимому чувствительные по функциям, образования могут параллельно возникать в различных участках гоноподитов.

Важнейшее в плане строения гоностилей сводится к следующему. Гоностили всегда присоединяются к гонококситу двумя сочленовными бугорками, подобно тому, как это наблюдается у вертлуга: медиально и латерально (рис. 3, *e*, *f*). Если гоноподиты сдвинуть латерально, то медиальное сочленение будет соответствовать переднему, а латеральное — заднему сочленению. К бугоркам прикреплены мышцы, идущие из гонококсита. Между бугорками находится вырезка, форма которой находится в соответствии с профилем гоностилей и, очевидно, служит для целей беспрепятственного сгиба гоностилей на внутреннюю сторону. Таким образом, гомодинамия гоноподитов с ходильными ножками подтверждается некоторыми деталями наружной морфологии гонококситов, сходством их внешней формы и местоположения, наличием трех сочленовных бугорков (одного проксимального и двух дистальных), наличием базикостального шва, который делит гонококсит на две части, базальная часть которого напоминает по форме и месту выхода швов базикоксит или мерон (*Me*) коксы. Наконец, сходство в плане расположения мышц у органа с совсем иными функциональными задачами, чем ноги, также говорит в пользу высказанного воззрения. Гоностили же представляют редуцированную и специализированную часть первичного телоподита (ножки без коксита). Вопрос о том, что представляют собой гоностили: остатки экзоподита или эндоподита, если наличие их представляло неотъемлемую принадлежность ноги предкового насекомого,— остается неясным. Для интересующего нас вопроса о плане строения IX стернита этот вопрос не имеет значения.

Гоностерн (Gonosternum)

Синонимика: админикул (Рубцов [7]), adminiculum, aedeagus, anterior part of phallosome, phallus, intercoxal piece, penis, penis valvae, plaque intercoxale, ventral plate.

Гоностерн располагается, как это уже отмечено, медианно между гонококситами, позади них. Обычно в спокойном состоянии гоностерн, особенно его латеральные части, прикрывается гонококситами. По форме гоностерн у мошек всегда симметричен и состоит из собственно тела базистернума (corpus basisternum) и крючьев органа, повидимому, иного происхождения. Форма этого образования очень различна у разных групп семейства. Он бывает листовидным (рис. 4, *A*, *B*), мешковидным, клювовидным (рис. 4, *M*), клиновидным, сплющен то дорзовентрально, то латерально (рис. 4, *И*). Форма этого органа, своеобразная в деталях у каждого отдельного вида, может служить отличным диагностическим признаком. Наибольшей изменчивостью отличается его медиодистальная часть. На большем или меньшем протяжении снаружи гоностерн покрыт волосками, загибающимися вперед, проксимально. Подобная форма гоностерна представляется первичной, и из нее могут быть произведены все прочие формы этого органа. Так, развитие наружного медиодистального края приводит к типу гоностерна, наблюдаемого у Eusimulium angustitarse Lundstr. (рис. 4, *Ж*, *H*) и многих других видов этого рода. Редукция боковых лопастей по сторонам от медианного киля дает тип Eusimulium aureum Fries (рис. 4, *И*), различные вариации которого свойственны серии других видов этого и других родов (рис. 4, *O*). У наиболее специализированного рода наряду с латеральным сжатием тела гоностерна происходит развитие и вытягивание медиодистального носка (рис. 4,

Л. М.). У наиболее специализированных видов, как Simulium reptans L., латеральным сжатием гоностерн превращается в тонкую пластинку по медианной плоскости тела (рис. 4, *И*). Обычно параллельно с подобными превращениями носка по дорзодистальному краю развивается желобок, усаженный по бокам зубьями. Наименьшей изменчивостью отличаются крючья гоностерна, связывающие гоностерн с гонококситами. Морфологически крючья гоностерна, судя по их связям, представляются элементами латеростернита или, точнее, стерноплеврита.

По форме это неправильно цилиндрические стебельки с небольшими вздутиями перед наружными концами. Другим концом крючья переходят в тело гоностерна так, что никаких следов шва или какой-либо границы обнаружить не удается.

Наиболее общими для всех групп признаками этого органа, по которым устанавливается его гомология и разъясняется даваемое здесь ему название, являются определенные связи органа со смежными склеритами. Таких связей всегда три. Первая связь, осуществляемая через узкую пластинку плеврита,— проксимального конца крючьев с внутренним проксимальным выростом гонококсита (рис. 3, *C*). Вторая — всегда отчетливое соединение боковых частей стволика крючьев посредством хитиновой связки с гоноплевритами (рис. 3, *a*). Наконец, третья связь — отчетливое сочленение гоностерна в его медиодорзальной части с проксимальным концом гонофурки. Это соединение (равно как и мускулатура), проходящее по одному плану у всех групп семейства, указывает на гомологию и происхождение этого образования. Ни в гоностерне, ни позади его нет полового отверстия. Орган не связан с половым протоком, не прободается им и потому не может быть гомологизирован с фаллусом других насекомых и, в частности, с фаллусом высших двукрылых. Как мы подробнее покажем ниже, функционально гоностерн является расширителем полового отверстия самки, в связи с чем, очевидно, находится развитие шипиков и волосков по переднему краю, которыми гоностерн захватывает задний край полового отверстия самки. Наличие выемки по заднему краю гоностерна объясняется функцией этой части как желобка, в который укладывается гонофурка и которые поэтому в известной степени сопряжены в своей форме. Об указываемом названием морфологическом значении гоностерна свидетельствует, кроме связей, его положение: он следует сразу за вентральным склеритом базального кольца XI сегмента (который морфологически является престернумом), т. е. находится на месте базистернума — передней части первичного стернита.

Гонофурка (Gonofurca)

Синонимика: базальная пластинка (Рубцов [7]), aedeagus, appendages of adminiculum, arm, phallus, gonapophyses, median process, median process of penis, median process of the posterior part of phallosome.

У мошек гонофурка представляется непарным склеритом, хотя и с отчетливыми признаками парного происхождения. Представляется весьма вероятной гомология этого склерита с фуркастернумом стернита насекомых, почему и предложено здесь это обозначение для вилочкообразно расщепленного склерита перед выводным половым протоком. Форма гонофурки варьирует, и она может быть хорошим групповым признаком. Иногда это просто стебелек, утонченный и раздвоенный в дистальном направлении (рис. 3, *Gf*), чаще всего узкая полоска, вилочкообразно разделенная дистально (рис. 5, *a*, *bp*); у специализированных групп, таких, как Odagmia, Simulium s. str. (рис. 4, *bp*), гонофурка представляется в виде лентовидно расширенной пластинки, на дистальном конце которой также более или менее явственно удается различать билатеральность, обычно в виде медианной вырезки или легкой продольной расщепленности. У рода Wilhelmia (рис. 4, *bp*) дистальные

концы медианно расщепленной гонофурки приобретают коническую форму, направлены наружу и покрываются зубчиками, своеобразными для каждого вида. В противоположность дистальному, проксимальный конец гонофурки, присоединяющийся к гоностерну, не обнаруживает продольного расщепления, но имеет обычно поперечную морщинистость. Эта морщинистость становится тоньше к гоностерну, морщинки длиннее, так что в месте соединения с ним они простираются по всему проксимальному краю этого органа, как бы свидетельствуя о более широком простирании этого соединения в прошлом. За дистальным концом гонофурки следует половое отверстие. Таким образом, по морфологическому положению гонофурка находится на месте фуркастернума. Тенденция к расщеплению у дистальной части гонофурки нам кажется не случайной, а связанной с происхождением из фуркастернума. Характерны также боковые связи гонофурки, аналогичные с таковыми фуркастернума.

Парамеры (Parameres)

Синонимика: задняя часть опорных пластинок (Рубцов [7]), adminiculum arms, appendages of adminiculum, arm. harpes, horn shaped processes, mesosoma, parameral hooks, parameral teeth, parameres, posterior part of phallosome.

Парамеры удерживают во время копуляции передний край полового отверстия, в то время как гоностерн оттягивает его задний край, расширяя таким образом полость перед половым протоком самки. Парамеры представляют необычайное разнообразие от простой хитиновой пластинки у рода Prosimulium до более или менее шиповатых пластинок у Simulium, Nevermannia etc. (рис. 4, *pp*). У группы Cnetha End. группа шипов заменяется с каждой стороны одним более крупным зубцом, что, повидимому, является вторичным и наблюдается у относительно высоко специализированных групп видов (рис. 4, *Ж*, *pp*). У ряда видов из Ориентальной области можно проследить, как постепенно ряд латеральных шипов, за исключением одного крайнего медиального, становится все мельче и почти исчезает. Можно думать, что подобным путем постепенной редукции ряда смежных зубцов возникли парамеры, в настоящем состоящие из одной-двух пар крупных шипов (Eusimulium, Schönbaueria и др.). Парамеры располагаются по бокам и сзади от полового отверстия, но, как правило не соединяются между собой медианно. Морфологически они расположены на месте постстернума, межсегментального вторичного склерита, составляющего последнюю, четвертую парную часть типичного стернита насекомых. К парамерам всегда присоединяются с каждой стороны по склериту, которые названы гоноплевритами.

Гоноплевриты (Gonopleurites)

Синонимика: опорные пластинки (Рубцов [7]), adminiculum arms, apodeme, appendages of adminiculum, arm, lateral plates, mesosome, parameral structures, parameres.

Гоноплевриты расположены билатерально под гоноподитами. Контуры гоноплеврита обычно зубчаты по краям, неправильны по форме, сам склерит часто образует складки. Нередко он имеет лентовидную или неправильно треугольную форму (рис. 4, *p*). Функционально гоноплевриты теснейшим образом связаны с парамерами, натягивая этот склерит при копуляции и раскрывая его вооружение. Во время копуляции гоноплевриты составляют боковые стенки широкого канала, по которому проходит сперматофор. В обычном состоянии гоноплевриты складываются вдвое, причем парамеры передвигаются вперед, располагаясь между гоностерном и гонофуркой и прикрывая половое отверстие. Наиболее важным, общим и характерным признаком гоноплеврита надо считать наличие трех-четырех определенных связей с прилежащими склеритами. Первая постоянная связь — с латеральным сочленовым бугорком гон

кокситa. Вторая постоянная связь гоноплеврита — с крючьями гоностерна. Она осуществляется обычно перед вершиной на латеральных сторонах стебелька крючьев. Третья, не всегда ясно выраженная связь, отчетливая у родов Nevermannia, Eusimulium,— с основанием гонофурки. Наконец, четвертая, наиболее постоянная и прочная связь гоноплеврита — с парамерами. Удерживаемый тремя первыми связями, гоноплеврит, натягиваемый мускулатурой, приводит в движение гоностерн, гонофурку и парамеры. Различные типы гоноплеврита и его соединений показаны на рис. 4 (*р*).

Для разрешения вопроса о морфологическом происхождении гоноплеврита существенны следующие факты. Гоноплеврит соприкасается с гонококситом в одном определенном месте, а именно в латеральном сочленовном бугорке, который морфологически соответствует дорзальному сочленовному бугорку грудной ноги насекомых. На грудном сегменте сюда присоединяются превральные склериты (эпимерит + эпистернит), прикрепляясь в месте шва между ними. Отсюда можно предположить, что перед нами склериты, морфологически гомологичные плевральным склеритам груди, которые, как принято считать (Вебер [12], Снодграсс [10] и др.), происходят из продуктов слияния коксоплеврита и анаплеврита.

Далее надлежит обратить внимание на то, что второе соединение гоноплеврита с гонококситом, на сей раз через вершины крючьев гоностерна, осуществляется на проксимальном вентральном сочленовном бугорке гоностерна на том месте, где должна была быть первичная сочленовная поверхность между гонококситом и стерноплевритом. Наконец, третья связь гоноплеврита — между гоностерном и гонофуркой, которые морфологически, по нашей рабочей гипотезе, являются базистернумом и фуркастернумом, т. е. связь имеется как раз в той области, где естественно мыслить слияние или соприкосновение первичных стернита и стерноплеврита. Наконец, четвертое дистальное соединение гоноплеврита — с парамерами, которые морфологически являются постернумом, также согласуется с общепринятым представлением (см. Снодграсс [10], фигура, воспроизведенная на рис. 1, *Г*) о вероятном происхождении современной плевральной области грудного сегмента из склеритов субкоксы. Задний край посткоксального моста граничит своим дистальным задним краем с постстернальной хитинизацией. Таким образом, все четыре связи согласно говорят в пользу естественно напрашивающегося предположения о возникновении плеврита из первичных элементов субкоксы, которые можно представлять в том же плане, что и для грудного сегмента. Однако вероятная эволюция этих первичных сходных околококсальных плевритов на IX сегменте протекала иначе, в связи с иными функциональными задачами полового сегмента. Вероятный путь эволюции можно представить в следующем виде (рис. 1, *Б*). Коксоплеврит, анаплеврит могли слиться со стерноплевритом, если они вообще были разделены. Слияние посткоксальной части плевритов между собой и со стернитом требовало развития генитальных придатков, формировавшихся из элементов стерноплевральной области; склериты последней прилегали к границе между IX и X стернитами, где открывается мужской половой проток. Развитие гипопигия очевидно шло искони в неразрывной функциональной связи с гоноподитами, судя по полноте возможных первичных связей между вероятными элементами первичного сегмента и глубоко идущей взаимоприспособленностью элементов гоноподитов и плевростернальных склеритов. Развитие гипопигия из названных элементов вместе с тем требовало определенной подвижности этого образования по отношению к остальной части IX сегмента, что и могло повести к образованию рамы базального кольца из тергита и вторичной склеротизации престернума, с одной стороны, и с другой — к редукции эпистернальных склеритов либо к слиянию их с смежными склеритами, что имело последствием один результат: подвижность гипопигия в целом. Этот путь вероятной

эволюции иллюстрирует схема на рис. 1, *Г*, В генитальном сегменте подобная эволюция, естественно, диктуется функциональными требованиями: спереди прекоксальный склерит, сливаясь с базальным кольцом, укрепляет опорную раму, на которой подвижно укрепляются собственно гениталии, располагающиеся позади гонококситов, вследствие чего посткоксальный склерит редуцируется. Известно, что как только необходимость крепления рамы сегмента исчезает, исчезают или не образуются и грудные мосты. Так, у нелетающих Blattidae на месте посткоксального моста на среднем грудном сегменте наблюдается мембрана (Снодграсс [11]). Функциональная необходимость подвижности собственно гипопигия у длинноусых предопределяет образование гибкой мембраны позади кольца, что и наблюдается в действительности. Гоноплевриты с этой точки зрения представляются морфологически сложным образованием. В сложении гоноплевритов могли принять участие элементы анаплеврита и коксоплеврита — с дорзальной стороны сегмента, с другой —

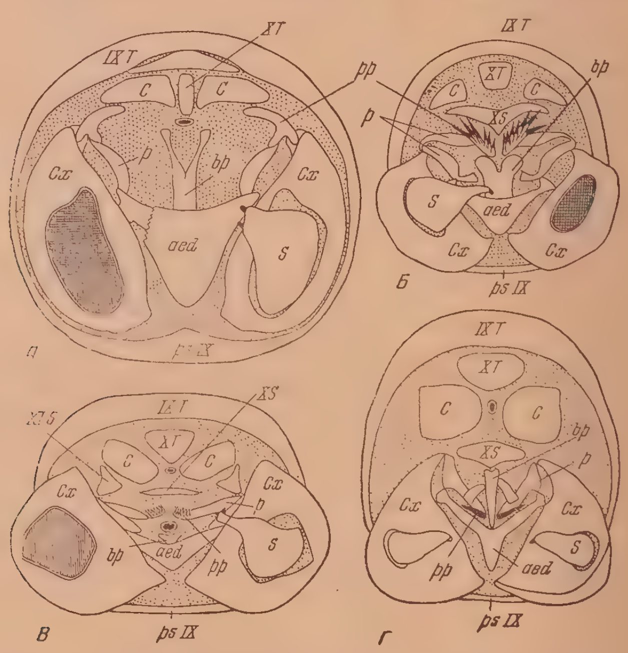


Рис. 5. Схемы расположения и формы склеритов в наружных половых придатках самцов

А — Prosimulium macropyga Lundstr., *Б* — Eusimulium znoikoi Rubz., *В* — Astega lapponika End., *Г* — Eusimulium subgriseum Rubz.; *a* — анальное отверстие, *aed* — гоностерн, *bp* — гонофурка, *c* — церки, *Cx* — гонококситы, *go* — гонопор или половое отверстие, *p* — плеврит, *pp* — парамеры, *Ps* — престернум, *S* — стернит, *T* — тергит

вентральной — элементы стерноплеврита, т. е. по крайней мере трех исходных склеритов субкоксы, подобно тому, как три (вероятно, гомодинамных) элемента слагают современную коксу.

Х сегмент. Х сегмент обычно представлен лишь в виде рудиментов. Остатки тергита всегда имеются. Это небольшой, обычно квадратный (рис. 3, *ХТ*), прямоугольный, вытянутый поперечно (рис. 5, *Г*; рис. 6, *В*) или продольно (рис. 5, *А*), а нередко треугольной или прямоугольной формы (рис. 5, *В*; рис. 6, *Б*) склерит. Он располагается обычно над анусом. Функционально во время копуляции он играет роль запирателя щели, образующейся между генитальными пластинками. Что этот склерит действительно Х тергит, а не другой элемент, например, задняя часть IX тергита, говорит его ясное наличие и в тех случаях, когда IX тергит

выражен двумя частями, как это, например, можно видеть у Prosimulium macropyga Lündstr. (рис. 5, *А*).

X стернит обычно имеется в виде более или менее сильно вытянутой поперечной полоски (рис. 5, *В*; рис. 6, *А, Б*) или треугольника (рис. 6, *В*), располагающихся под анальным отверстием.

XI сегмент. Всегда присутствующими элементами XI сегмента нужно считать церки: пару билатерально расположенных склеритов по сторонам от ануса. Форма их чаще полулунная (рис. 6, *А*), треугольная (рис. 5, *В*) или вытянуто-округлая (рис. 5, *Б*). При копуляции они покрывают и, повидимому, придерживают генитальные пластинки самки. Кроме церок у очень многих видов и групп семейства под каждым церком поперечно вытянутый склерит, своим латеральным краем сочленяющийся с церками. Это так называемые парапрокты, принимаемые также за остатки стернальной половины XI сегмента. У некоторых групп, как, например, Nevermannia и Wilhelmia, этих склеритов нет, зато у Wilhelmia, помимо X стернита, дистальнее, перед анальным отверстием наблюдается второй склерит, обычно поперечно вытянутой треугольной формы, представляющий, возможно, остатки XI стернита.

Никаких признаков XI тергита мы не находим.

Точно так же не сохраняется склеротизированных элементов XII сегмента, на котором, провизорно, располагается анальное отверстие.

Интересно отметить, что между размерами церк и размерами парапрокт существует обратная корреляция. Там, где церки маленькие, парапрокты сильно развиты, и обратно (рис. 5, *В*; рис. 6, *Б*). Парапрокт иногда не находим вовсе у тех видов, церки которых сильно развиты (рис. 5, *Б, Г*; рис. 6, *В, Г*).

IX, X и XI сегменты брюшка самки. Как отмечается выше, вилочку можно рассматривать как гомолог IX стернита, причем стволик вилочки соответствует базистернуму, а ветви вилочки — фуркастернуму. Вилочка свойственна, повидимому, многим семействам длинноусых. X сегмент редуцирован. Тергит и стернит редуцированы полностью. Однако латерально перед церками всегда имеются хорошо развитые полулунные склериты (всего два, по одному сбоку), которые можно рассматривать либо как парапрокты — остатки XI сегмента, либо что представляется столь же вероятным, как остатки X тергита. Для нашей темы то или иное толкование не имеет значения.

Всегда присутствующими остатками XI сегмента являются церки. Функционально при копуляции церки самки вместе с парапроктами образуют наружные стенки генитальной полости, в которую переводится сперматофор самца.

Функциональное значение отдельных склеритов гениталий

Копуляция у Simuliidae — редко наблюдаемый акт. Для подавляющего большинства видов он неизвестен. Основываясь на единстве плана строения, можно предполагать и сходство в функциональных отправлениях этих органов.

Нам удалось наблюдать и изучить в некоторых деталях акт копуляции у двух далеко отстоящих в систематическом отношении видов: Astega lapponica End. и Wilhelmia mediterranea Puri. Первый встречен в окрестностях Ленинграда, второй распространен в Средней Азии, на Кавказе и в Средиземноморье. Таким образом, не только морфологически, но и в своей экологии эти два вида резко различаются.

Остановимся на копуляции у Astega lapponica End. Копуляция начинается через несколько часов после отрождения и происходит на каком-либо субстрате: на травинках, на земле. Легко копулируют в искусственных условиях, при массовом вылете в лаборатории. Самец, более

мелкий по размерам, располагается сбоку. Внешне при этом можно лишь наблюдать картину, изображенную на рис. 7, *Г*. Снаружи видны у самки IX тергит, церки и генитальные пластинки; у самца — кокситы и их тергит. Остальные детали гениталий скрыты, и названные части гениталий

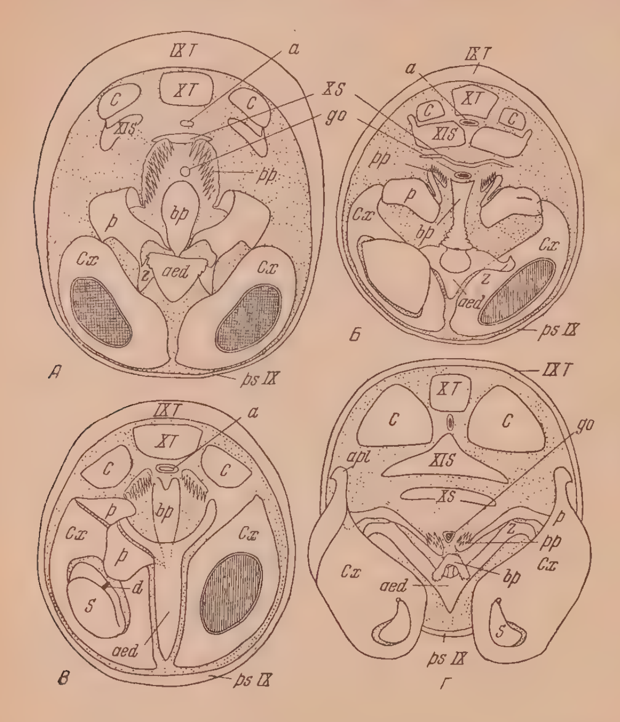


Рис. 6. Схемы расположения и формы склеритов в наружных половых придатках самцов сем. Simuliidae

А — Simulium venustum Say. *Б* — Boophtora erythrocephala De Geer, *В* — Friesia alajensis Rubz., *Г* — Wilhelmia equina. *d* — шип на конце гоностилей, *z* — крючья, *apl* — анаплеврит. Прочие условные обозначения те же, что на рис. 5

так плотно подогнаны друг к другу, что между ними не остается щелей.

В таком состоянии копулирующая пара легко может быть сброшена в спирт, где в некоторых случаях погибает в копулирующем состоянии.

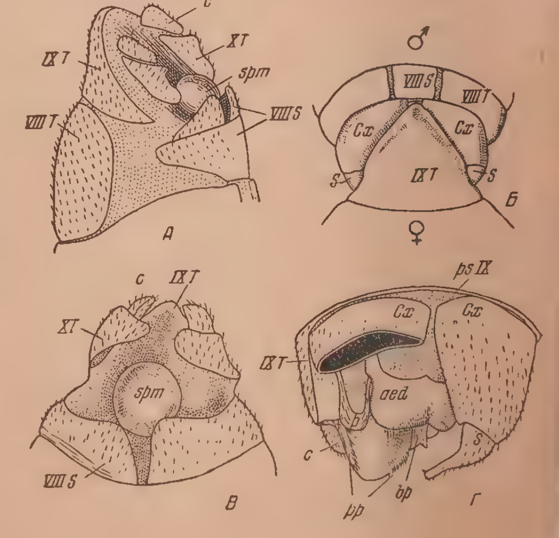


Рис. 7. Схемы расположения склеритов в наружных половых придатках самцов и самок во время копуляции

spm — сперматофор. Прочие условные обозначения те же, что на рис. 5

Дальнейшее исследование производилось помощью анатомирования и микроскопических срезов.

Прежде всего необходимо отметить, что, несмотря на боковое положение самца, обычно справа, самый конец его брюшка, в частности IX сегмент, расположен своим средним сагиттальным сечением в той же плоскости самки (рис. 7, *Б*). На этом рисунке можно видеть, что гонококситы самца расширены и охватывают конец брюшка самки с боков, причем гоностили глубоко вдавливаются между церками и генитальными пластинками. IX тергит самки, становящийся под влиянием этого давления треугольным, плотно входит между гонококситами, прикрывая гениталии самца своей вершиной заднего края VIII стернита самца; последнего при этом совершенно не видно. Аналогичным образом с противоположной стороны IX тергит самца вклинивается между генитальными пластинками самки и прикрывает половое отверстие. Церки самца при этом захватывают самку между и под генитальными пластинками. Боковые ветви вилочки сопряжены с этой хваткой гоностилей, а более медианные части ее — с давлением церок. Исследование соотношения внутренних органов гипопигия показывает следующие их изменения во время копуляции. Парамеры самца выдвигаются дистально в виде желобка с вооружением по самому краю, подсовываются под генитальные пластинки самки и здесь, благодаря острым шипикам, при помощи их, укрепляются. Гоностерн самца при этом также выдвигается вперед и вентрально. Гонофурка следует за гоностерном, прилегая к его внутренней стороне и чуть выступая за дистальный край гоностерна (рис. 7, *Г*). При этом выпячивании гоностерн захватывает своим концом за дорзокаудальный край полового отверстия самки и растягивает его. Благодаря противоположно направленным движениям парамер и гоностерна выходное половое отверстие самца расширяется, увеличивая соответственным образом половую полость у самки. Гоноплевриты при этом играют роль боковых стенок расширенного полового канала самца (рис. 7, *В*). По расширенному таким образом половому каналу в половую полость проталкивается сперматофор. Сперматофорное оплодотворение до сих пор не было отмечено у Simuliidae. Недавно оно было описано для Heleidae Померанцевым [6]. Теперь оно обнаружено нами у Simuliidae. Судя по сходству строения гипопигия у длинноусых, в частности всегда отсутствует фаллус. Можно думать, что сперматофорное оплодотворение не столь редко среди длинноусых двукрылых.

Сперматофор представляет полупрозрачное овальное, слегка вытянутое тельце.

Литература

1. Беккер, К строению и происхождению наружных половых придатков Thysanura и Hymenoptera, Тр. н.-иссл. ин-та зоологии, 1, 1925.— 2. Ганин М., Über die Embryonalhülle der Hymenopteren und Lepidopteren Embryonen, Mém. Acad. St.-Pétersbourg, XIV, 5, 1869.— 3. Дорогостайский В. Ч., Рубцов И. А. и Власенко Н. М., Материалы для изучения систематики, географического распространения и биологии мошек (Simuliidae) Восточной Сибири, Паразит. сб. Зоол. ин-та АН СССР, V, 1935.— 4. Ковалевский А., Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden, Mém. Acad. St.-Pétersbourg, XVI, 12, 1871.— 5. Махотин А. А., Морфологическое значение придатков IX абдоминального сегмента самцов Odonata, Зоол. журн., XIII, 4, 1934.— 6. Померанцев Б. И., К морфологии и анатомии гениталий Culicoides (Diptera, Nematocera), Паразит. сб. Зоол. ин-та АН СССР, III, 1932.— 7. Рубцов И. А., Мошки (Simuliidae) СССР, М.—Л., 1940.— 8. Рубцов И. А., К морфологии и эволюции брюшка и половых придатков мух фазий (Diptera, Phasiidae), Тр. Всес. энт. об-ва, 43, 1952.— 9. Berlese A., Gli insetti, 1906.— 10. Snodgrass R. E., Principles of insect morphology, N. Y., IX, 1935.— 11. Snodgrass R. E., Morphology of abdomen, P. III. The male genitalia, Smiths. Misc. Coll., 95, 14, 1937.— 12. Weber H., Das Grundschema des Pterygotenthorax, Zool. Anz., 60, 1924.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

К МОРФОЛОГИИ КЛЕЩА ACARAPIS WOODI RENNIE, ЭНДОПАРАЗИТА МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ

Ю. Б. ДИЗЕР

Лаборатория морфологии беспозвоночных Института морфологии животных им. А. Н. Северцова

Клещ Acarapis woodi Rennie был обнаружен в 1919 и описан в 1920 г. Ренни (Шотландия) как Tarsonemus woodi Rennie [6]. Ренни установил, что клещ является возбудителем заболевания пчел, известного под названием «болезни острова Уайт» и принявшего в начале нашего столетия в ряде стран Европы характер опустошительной эпизоотии. Первоначально Ренни отнес клеща к роду Tarsonemus (Tarsonemidae, Acariformes A. Zad.). Хирст (Hirst [5]), сравнив детали морфологии найденного вида с морфологическими признаками рода Tarsonemus, выделил его в самостоятельный род Acarapis. В СССР акароз пчел был обнаружен в 1925 г. и успешно изучался Л. И. Перепеловой (Перепелова [1—4]), в работах которой разбираются вопросы биологии, вредоносности, распространения клеща и мер борьбы с ним.

Клещ A. woodi Rennie — постоянный эндопаразит пчел, у которых он обитает в трахеях первой грудной пары, хотя известны случаи нахождения его и в воздушных мешках головы и брюшка. На поверхности тела пчел находили оплодотворенных самок и очень редко самцов. Очевидно, существование клещей вне трахей кратковременно и связано с расселением их. Развитие клеща длится около 14 дней.

Всестороннее изучение клеща важно, во-первых, потому, что клещ опаснейший вредитель пчел; во-вторых, оно представляет интерес и с той точки зрения, что A. woodi Rennie является единственным примером эндопаразитизма клещей в насекомых. Описания клеща, данные Ренни и Хирстом, очень неполны. Нами проведено специальное морфологическое изучение фаз развития A. woodii Rennie, результаты которого и приводятся ниже.

Материал для исследования был получен от пчеловодов колхоза «Север» Удмуртской АССР и с. Перелешино. Воронежской области, которым автор приносит искреннюю благодарность.

Я й ц о. Относительно очень крупное, в длину достигает 140 μ, в ширину до 60 μ, овальной формы, слегка вогнутое с одной стороны.

Л и ч и н к а (рис. 1). По аналогии с другими представителями отряда Acariformes можно предполагать у A. woodi наличие эмбриональной линьки. Энбриональная линька отмечена Борхертом у Acarapis externus Rennie. Из яйца на третий-четвертый день выходит шестиногая личинка. Она подвижна, питается гемолимфой пчелы. Размеры в начале личиночной фазы: длина тела до 140 μ, ширина до 60 μ, к моменту гистолиза и образования нимфальной аподермы личинка достигает в длину 200 μ, в ширину 80 μ. У личинки ясно выраженный акароидный тип расчленения тела: наличие проподосомы и гистеросомы. Следами утраченной сегментации является расположение хет, щитков, распределение

складчатости покрова. Имеется нежный, едва заметный дорсальный скелет. Проподосомальный щит (*Pp*) округло-треугольной формы, несет одну пару хет, расположенных по расширенному заднему краю. Гистеро-



Рис. 1. Личинка

Щитки: *Pp* — проподосомальный, *Mp* 1, *Mp* 2 — метаподосомальные, *Op* — опистосомальный



Рис. 2. Нимфальная аподерма

сома несет три щитка: два метаподосомальных (*Mp*1 и *Mp*2) и один опистосомальный (Op). Щиток сегмента III пары ног вооружен двумя парами хет; щиток сегмента IV пары ног (отсутствующих у личинок) вооружен одной парой хет; опистосомальный щит оформлен неясно; очевидно, состоит из двух очагов склеротизации, концентрирующихся вокруг двух пар хет. Вентральный скелет не развит. Хеты отсутствуют. Покровы мягкие, гладкие, между щитками видна складчатость. Гнатосома имеет типичное для тарзонемид строение. В ее состав, кроме производных акрона, входят слившиеся сегменты хелицер и педипальп.

Гнатобаза (слившиеся основные членики педипальп) имеет две пары хет: на дорзальной и вентральной поверхности. Пальпы трехчленистые, развиты слабо. Хелицеры стилетовидные, втягивающиеся внутрь гнатобазы в состоянии покоя. Из трех пар ног у личинки хорошо развита только первая пара. Ноги I — пятичленистые, коксальный членик спаян с телом, лапка несет два коготка и округлую присоску. Соленидии отсутствуют. Первая пара ног выполняет двигательную функцию. Вторая и третья пары ног развиты слабо, состоят из двух члеников и трех концевых хет. Эти ноги, очевидно, в движении большой роли не играют.

Личинка некоторое время питается, затем прекращает питание, теряет подвижность. Начинается гистолиз.

Н и м ф а л ь н а я а п о д е р м а (рис. 2). *Дальнейшее развитие выражается в образовании внутриличиночной шкурки сильно видоизмененной нимфальной фазы — аподермы, лишенной конечностей, ротового аппарата, наружного скелета, вооружения тела. Очевидно, эта фаза очень кратковременна. Установлено наличие нимфальной аподермы как в жен-*

ском ряду, так и в мужском. Имаго образуется в аподермальной оболочке.

Самец (рис. 3) Превращение личинки во взрослого самца сопровождается изменением строения II и III пары ног и появлением IV пары, образованием наружного полового аппарата, изменением структуры дорсального наружного скелета, образованием коксо-стернального скелета. Тело самца имеет в длину 110—115 μ, в ширину 60—80 μ, овальной формы, значительно упрощено. Акароидный тип расчленения. Проподо-

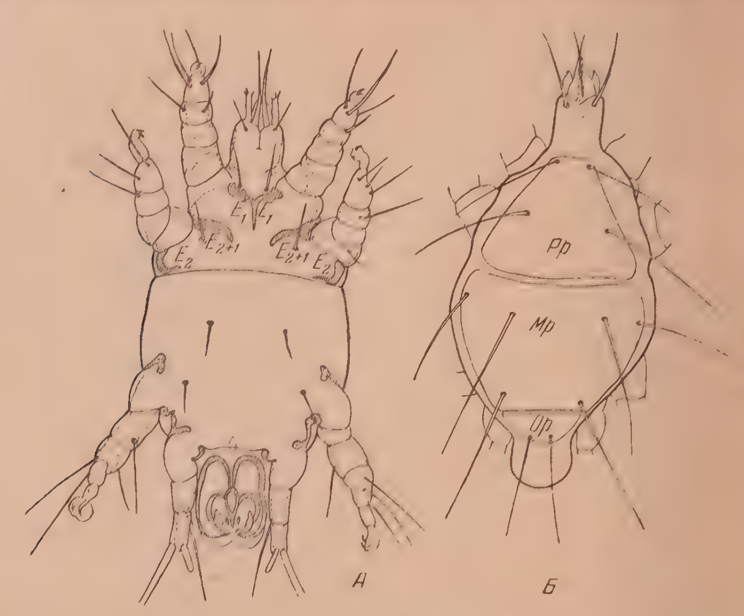


Рис. 3. *А* — **самец.** E_1, E_2 — **коксо-стернальный скелет.** *Б* — **самец. Дорсальный скелет**

Щитки: *Pp* — проподосомальный, *Mp* — метаподосомальный, *Op* — опистосомальный

сома ясно отделена от гистеросомы. Относительно сильно развита метаподосома: сегменты V и VI (III и IV пара конечностей). Опистосома незначительной величины, почти вся занята наружным половым аппаратом и его придатками. Дорсальный скелет несколько отличен от того, что наблюдалось у личинки. Он состоит из трех щитков: проподосомального (*Pp*) с двумя парами хет, метаподосомального (*Mp*) с тремя парами хет, расположенных в два ряда (4 + 2), и опистосомального (*Op*) с парой хет. Метаподосомальный щит, очевидно, результат слияния двух щитков, имеющихся у личинки на V—VI сегментах тела. Об этом свидетельствует количество и расположение хет на нем. Одна пара хет опистосомального щитка личинки у взрослого самца, очевидно, переходит в состав полового аппарата. Коксо-стернальный скелет образован эпимерами и эпимеритами (E_1 — E_2), ограничивающими коксальные поля. Эпимеры I сливаются медиально и образуют γ-образную стернальную пластинку. На вентральной поверхности тела самца имеется четыре пары хет: две на коксальных полях проподосомы, две на метаподосоме. Гнатосома сходна с таковой у личинки. Конечности имеют ряд особенностей. I пара приобретает функцию осязания, как преобладающую: пополняется набор хет, претарзус несет один слабый коготок: голень и лапка на дорсальной стороне имеют по одному довольно большому соленидию. Лапка, кроме того, несет в основании претарзуса четыре длинные хеты. Ноги I всегда направлены вперед. Ноги II и III ходильные, имеют одинаковое строение: пятичленистые, с двумя коготками и округлой присоской.

Ноги II на дорсальной поверхности голени имеют крупный соленидий. Ноги IV сильно видоизменены; они трехчленистые, причем первый членик не отделен в основании от тела и обнаруживается только по наличию коксального скелета. К третьему членику причленен тупой шип, вероятно видоизмененная лапка, и длинная, почти равная длине тела, хета. Функция ног IV неясна; вероятнее всего, они участвуют при копуляции. Наружный половой аппарат самца состоит из двух хитиновых долей,

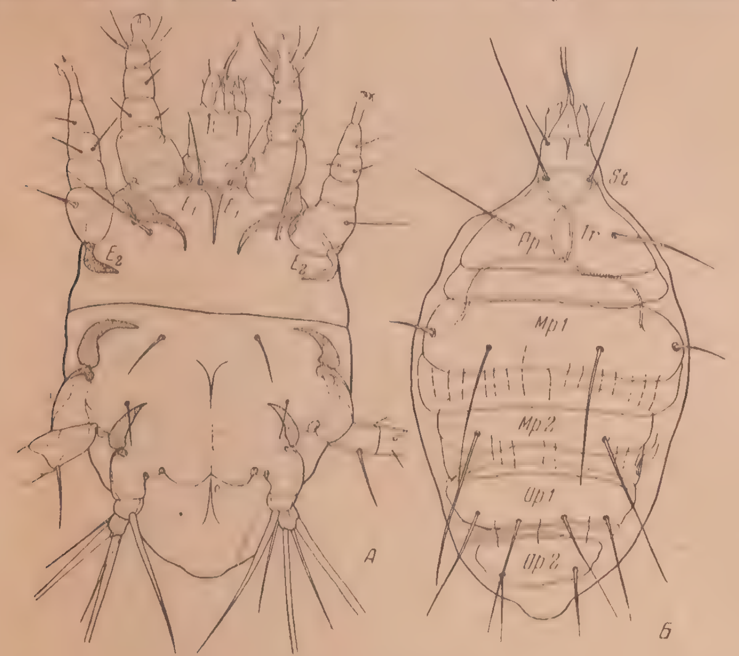


Рис. 4. *А* — самка. E_1, E_2 — коксо-стернальный скелет. *Б* — самка. Дорсальный скелет

Щитки: *Pp* — проподосомальный, *Mp* 1, *Mp* 2 — метаподосомальные, *Op* 1, *Op* 2 опистосомальные, *Tr* — трахеи, *St* — стигмы, *O* — яйцевыводное отверстие

осложненных системой добавочных склеритов и видоизмененных хет. Трахейная система у самца отсутствует.

Самка (рис. 4). Превращение личинки в самку сопровождается видоизменением II и III ног, появлением IV пары ног, второго опистосомального щитка с парой хет, образованием коксо-стернального скелета. Размеры: длина тела от 130 до 190 μ, ширина (на уровне ног II) 100 μ. Наружный дорсальный скелет состоит из проподосомального щитка (*Pp*), двух метаподосомальных (*Mp*1 *Mp*2) и двух опистосомальных (*Op*1 *Op*2): щиток *Op*1 с двумя, *Op*2 с одной парой хет. Проподосомальный и оба метаподосомальные щитка имеют по заднему краю широкие ($^1/_4$ — $^1/_3$ общей длины щитка) зоны вторичной склеротизации. Коксо-стернальный скелет сходен с таковым у самца. Гнатосома сходна с таковой у самца, несколько иную форму имеют пальпы. Конечности обнаруживают отличие в строении ног IV. Коксальный членик спаян с телом. Свободная часть состоит из трех члеников, из которых первый и второй представляют результат слияния вертлуга, первично двучленистого бедра и голени, а третий является лапкой. Последний и предпоследний членики вооружены длинными хетами.

Наружный половой аппарат представлен копулятивным и яйцевыводным отверстиями. Яйцевыводное отверстие (*O*) расположено на уровне ног IV, имеет вид продольной щели с нависающими спереди складками покрова. Копулятивное отверстие (*C*) расположено на заднем конце

тела, вблизи анального. Самка имеет развитую трахейную систему (*Tr*); стигмы (*St*) открываются по бокам гнатосомы, в ее основании.

Наиболее характерными для жизненного цикла Acarapis woodi Rennie являются сильное сокращение и кажущаяся упрощенность цикла. Как известно, у свободноживущих Acariformes цикл развития включает пять питающихся фаз: личинку, три нимфальные и половозрелую. Сокращение цикла развития у A. woodi Rennie происходит за счет почти полного выпадения всего нимфального периода развития, сведенного до внутриличиночной аподермы. Активными питающимися фазами остаются личинки и имаго.

Такое глубокое изменение жизненного цикла, очевидно, связано с паразитическим образом жизни и особенностями биологии хозяина. Наиболее важной из них нам представляется относительно малая продолжительность жизни хозяина — взрослой пчелы (в среднем в летнее время 30 дней).

Литература

1. Перепелова Л. И., Болезнь взрослых пчел — акароз, Опытная пасека, 9, 1925.— 2. Перепелова Л. И., К вопросу об акарозе у Apis mellifera L., Опытная пасека, 4, 1928.— 3. Перепелова Л. И., Районы распределения акароза по Союзу, Опытная пасека, 5-6, 1929.— 4. Перепелова Л. И., Акароз пчел и борьба с ним, 1940.— 5. Hirst S., On the mite (Acarapis woodi Rennie) associated with Isle of Wight bee disease, Ann. a. Mag. Natur. History, ser. 9, 7, 1921.— 6. Rennie J., Isle of Wight disease in hive bees — Acarina disease (4), The organismus associated with the disease — Tarsonemus woodi śp. n., Trans. Roy. Soc. Edin., 52, No. 29, 1921.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

quadripunctata

К ЭМБРИОНАЛЬНОМУ РАЗВИТИЮ SCOLIA QUADRIPUNCTATA F.

А. К. ДОНДУА

Кафедра эмбриологии Ленинградского государственного университета им. А. А. Жданова

Сколии, паразитирующие в личиночной стадии на личинках различных хрущей, представляют известный интерес для биологического метода борьбы с последними [3]. Эмбриональное развитие сколий, точнее — морфология эмбрионального развития до последнего времени оставалась не изученной. Это обстоятельство, несомненно, препятствует более глубокому пониманию ряда вопросов биологии развития сколий.

Ниже приводятся некоторые данные по эмбриональному развитию S. quadripunctata.

Сбор материала проводился в экспедиции ЗИН АН СССР в районе с. Январцево Западно-Казахстанской области. Лабораторное содержание сколий и получение яиц проводились в основном по методике Мача.

Яйцо изогнутой эллипсоидальной формы, длиной до 1,5 мм, толщиной около 0,5 мм. Вогнутая сторона яйца является дорзальной, а выпуклая — вентральной стороной будущего зародыша. Одним концом (задним) яйцо прикрепляется к телу парализованной жертвы. Яйцо одето плотным, прозрачным хорионом. Строение яйца до дробления, судя по картинам ранних стадий развития, должно напоминать строение яйца пчелы: ядро расположено эксцентрично близ головного конца и окружено протоплазмой; протоплазматическая сеть пронизывает богатое желтком яйцо и сливается в тонкий поверхностный слой — бластему.

Дробление типично поверхностное; выход бластомеров на поверхность и, соответственно этому, образование бластодермы протекает в общем в направлении от головного конца к заднему. Сформировавшаяся бластодерма не обнаруживает сначала какой-либо дифференциации и представляет собой сплошной слой столбчатых клеток. Границы между клетками в их апикальных частях выражены отчетливо, базальные же сливаются в общий слой.

Первая дифференцировка бластодермы заключается в уплощении клеток дорзальной стороны, образующих так называемую «внезародышевую» бластодерму. Уплощение дорзальных клеток, повидимому, связано со стягиванием бластодермы на вентральную сторону. В связи с этим же процессом стоит образование на вентральной стороне поперечных и продольных складок бластодермы. В результате образования складок клетки вентральной полоски попадают в новые отношения и теряют свою полярность, что выражается в приобретении полигональной формы и в равномерном окрашивании (раньше апикальные части клеток окрашивались значительно темнее). Многослойная вентральная полоска формируется, таким образом, без размножения клеток.

Вслед за этим начинается погружение полоски: между срединной многослойной и боковыми однослойными пластинками образуется разрыв, и

последние наползают в медиальном направлении на вентральную полоску, соединяясь, наконец, друг с другом.

Погружение мезодермальной (вентральной) полоски, обрастание ее эктодермой (боковые полоски), так же как и возникающее раньше образование складок, протекает в направлении от головного конца к заднему.

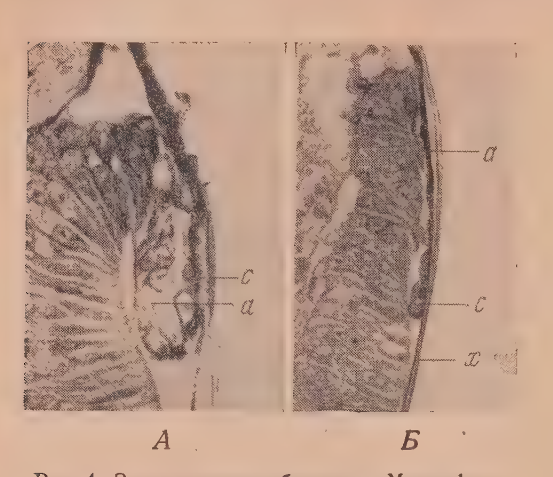


Рис. 1. Зародышевые оболочки. Микрофото

А — закладка амниона (*а*) и серозы (*с*), *Б* — нарастание серозы и редукция амниона; *х* — хорион

Энтодерма возникает в виде двух не соприкасающихся друг с другом зачатков на головном и заднем концах, причем задний зачаток образуется позже переднего, при достижении мезодермальной полоски заднего конца. В отличие от мезодермы, образование энтодермальных зачатков сопровождается более сильными впячиваниями. Это, а также рано возникающее здесь деление клеток способствуют превращению этих зачатков в довольно массивные разрастания. Эти особенности в закладке энтодермы нельзя рассматривать как принципиальное отличие от способа закладки мезодермы, тем более, что между энтодермальным разрастанием и мезодермальной полоской на первых порах трудно найти резкую границу. Размножение же клеток наступает и в мезодерме сразу же вслед за ее погружением под эктодерму. В дальнейшем задний энтодермальный зачаток сильно растет, переходит на дорзальную сторону и продолжает расти в направлении к головному концу. При этом рост эктодермы несколько отстает и энтодерма на некотором протяжении лежит непосредственно под зародышевой оболочкой.

Зародышевые оболочки закладываются в виде парных складок на границе между дорзальной и вентральной эктодермой (рис. 1, *А*). Наружный листок складки отрывается затем от внутреннего, как бы соскальзывает с него (рис. 1, *Б*), и продолжает расти вентрально, соединяясь с соответствующим листком складки, нарастающим с противоположной стороны. Внутренний листок не растет. Это обстоятельство а также сам характер клеток оболочки — веретеновидные с крупными ядрами — говорят о том, что у сколий развивается сероза, тогда как амнион у них редуцирован. Эти данные согласуются с картинами, полученными на Apis и Vespa [9] и указывают на неправильность наименования некоторыми авторами зародышевой оболочки у этих представителей Hymenoptera амнионом [8].

Образование зародышевых оболочек начинается прежде всего в головном конце и постепенно распространяется назад и вентрально. Некоторое время спустя, повидимому, когда этот процесс доходит до центрального отдела яйца, образование серозы начинается и на заднем конце.

При изучении эмбрионального развития S. quadripunctata бросается в глаза обилие вителлофагов — желточных клеток, характеризующихся довольно крупными пузырчатыми ядрами и окруженных тонким протоплазматическим слоем. Большое количество вителлофагов, возможно стоит в связи с быстрыми темпами развития (при оптимальной температуре 27—30° — 2 суток). Источник образования вителлофагов, насколько удалось установить, двоякий. С одной стороны, уже во время выход

бластомеров на поверхность часть из них остается в желтке. С другой стороны, число вителлофагов увеличивается впоследствии за счет миграции бластодермальных клеток обратно внутрь желтка. На стадии начала образования зародышевых пластов вителлофаги находятся в основном внутри желтка, на некотором расстоянии от бластодермы, объединяясь по нескольку клеток в синцитии. Со временем бо́льшая часть вителлофагов выходит на поверхность желтка, располагаясь непосредственно под зародышевыми листками. Вышедшие на поверхность вителлофаги сливаются в общий синцитий, окружающий сплошным слоем весь желток. Скопление вителлофагов на вентральной стороне туловища и дорзальной стороне заднего отдела, т. е. там, где особенно сильно происходит процесс размножения клеток, ясно указывает на трофическую функцию синцития. Образование полости между эктодермой и синцитием за счет переработанного желтка подтверждает это. Поэтому описанное образование может по праву считаться провизорным эмбриональным кишечником, который впоследствии замещается провизорным же, но уже личиночным.

Аналогичные картины наблюдались мной у Campsomeria sexmaculata; в литературе также имеется указание на наличие подобного синцития у Vespa [9]. Дегенерация «желточной энтодермы» (провизорного эмбрионального кишечника), наступающая вслед за формированием личиночной энтодермы, позволяет думать, что «желточная энтодерма» является результатом так называемой «преждевременной дифференцировки» [1].

Интересной особенностью развития S. quadripunctata является ранняя закладка лабиальной железы. Уже на стадии, когда мезодермальная полоска еще не полностью погрузилась под эктодерму, на расстоянии около 300 μ от головного конца и далее назад на протяжении 120—140 μ эктодермальные клетки каждой из боковых пластин сильно вытягиваются и сужаются, как бы испытывая боковое давление. В результате этого часть клеток пластин выталкивается к основанию и они (пластины) становятся, таким образом, многослойными. Мезодермальная полоска, напротив, максимально утончается до узкой полоски, занимающей самую медиальную часть вентральной стороны. Описанное парное утолщение эктодермы представляет собой первую закладку лабиальной желёзы.

Вслед за утолщением эктодермального пласта происходит его впячивание. Впячивание имеет снаружи вид щели, простирающейся поперек эктодермы косо сверху и спереди вниз и назад. На поперечном срезе (рис. 2, *А*) видно, что щели, образуемые впячиваниями, начинаются чуть ниже дорзального края эктодермы и идут косо вниз — приблизительно параллельно внешнему краю эктодермы. Клетки, слагающие стенки щели, имеют отмеченную выше удлиненную форму. Сзади щель переходит в короткую (сначала) трубочку (рис. 2, *Б*). Эктодермальное впячивание знаменует собой начало сегментации и обозначает по всем данным I грудной сегмент. Интересно отметить в связи с этим, что сегментация у медоносной пчелы также начинается именно с I грудного сегмента, область которого считается «центром дифференцировки» [7].

Короткая вначале трубочка начинает интенсивно нарастать назад. К моменту сегментации зародыша, когда трахейная система еще не возникла, трубочка достигает почти половины длины тела. Видны многочисленные митозы. К моменту закладки трахей трубочка достигает заднего конца. Наряду с быстрым разрастанием назад наблюдается перемещение головных концов трубочек вперед и вентрально. Такое перемещение приводит их к слиянию в непарный проток, открывающийся под нижнюю губу.

Помимо очень ранней закладки железы (на стадии, когда еще не вполне закончилось формирование зародышевых пластов), интересно то обстоятельство, что как сам характер закладки (эктодермальное щелевидное впячивание), так и ее топография (по переднему краю сегмента) сходны с характером и топографией закладок трахейной системы. Разница лишь, во-первых, во времени закладки — стигмы закладываются

позже, чем впячивание на I грудном сегменте, во-вторых — в большей мощности закладки лабиальной железы. Принципиальной разницы, однако, мы не находим, поэтому возникает законное основание гомологизировать указанные зачатки. Об этом говорит, между прочим, и то, что у личинок сколий стигмы начинаются со II грудного сегмента, т. е. на I грудном, там, где закладывалась лабиальная железа, стигмы нет. Нами

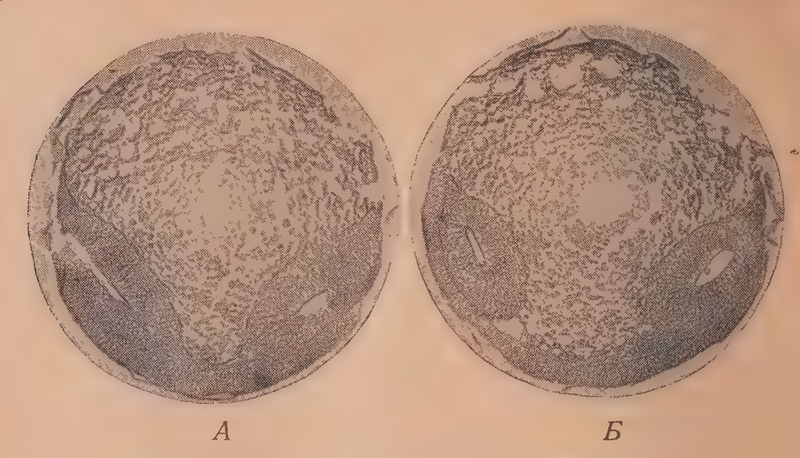


Рис. 2. Закладка лабиальной железы. Микрофото
(Объяснения см. в тексте)

не прослежено развитие трахейной системы головы. Однако есть указания, что у медоносной пчелы, развитие которой в известной мере сходно со S. quadripunctata, стигмы закладываются и на II максиллярном сегменте [6] и на II грудном сегменте, тогда как на I грудном сегменте, как следует из описаний [4, 8], происходит закладка лабиальной железы. Представить себе полное исчезновение зачатка трахей на I грудном сегменте и независимое новообразование другого, топографически и морфологически сходного с исчезнувшим, значительно труднее, чем представить смену функций зачатка. Смена дыхательной функции на секреторную в данном случае не представляется невозможной, поскольку клетки, слагающие зачатки трахей, не теряют секреторной деятельности (выделение кутикулы). Наконец, на возможность подобной гомологизации указывает работа на Chalicodoma muraria [5].

Литература

1. Иванов П. П., Общая и сравнительная эмбриология, 1937.— 2. Мач Г. Э. Вестн. защ. раст., 4, 1940.— 3. Старк В. Н., Вестн. защ. раст., № 1-2, 1940.— 4. Bütschli O., Zschr. wiss. Zool., 20, 1870.— 5. Carrière u. Bürger, N. Acta L. Car., 69, 1897.— 6. Nelson, Science, 39, 1914.— 7. Schnetter, Arch. Entwicklungsmechanik d. Organismen, 131, 1934.— 8. Snodgrass, R. E., Anat. a. phis. of the honey bee, 1928.— 9. Strindberg, Zschr. wiss. Zool., 112, 1, 1914.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ИННЕРВАЦИЯ ПОЛОВОГО АППАРАТА И ЗАДНЕЙ КИШКИ САМКИ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА

В. П. ПОЛОВОДОВА

Государственный научно-исследовательский институт малярии и медицинской паразитологии Минздрава РСФСР в Ростове н/Д.

Внутренние органы членистоногих иннервируются из двух источников: одни — за счет центрального отдела нервного аппарата (ганглиев брюшной цепочки), другие — за счет стоматогастрического отдела, который, по аналогии с позвоночными, иногда называют автономной нервной системой. Стоматогастрический отдел нервного аппарата иннервирует переднюю кишку (Орлов [3]). Все остальные органы получают нервы от соответствующих ганглиев брюшной цепочки, у насекомых — частично через посредство так называемого непарного нерва (Заварзин [1]). Сердце часто, но не всегда, имеет двойную иннервацию — за счет стоматогастрического отдела и за счет брюшной цепочки (Александрович, Alexandrowicz [4] и др.). Задняя кишка членистоногих, как и задняя кишка полихет (Ливанов [2]), иннервируется от ганглиев последнего членика тела. У многоножек из класса Chilopoda, в этом отношении близких к насекомым, половое отверстие находится на границе между предпоследним и третьим с конца члеником тела. Все три последние членика резко уменьшены и вместе с анальной лопастью образуют небольшой генитальный отдел туловища. Ганглии обоих генитальных и анального сегментов слиты в один сложный ганглий, от которого отходят нервы к гоноподиям и ряд корешков, образующих позади ганглия обширное сплетение. От этого сплетения отходит несколько пар нервов к половым протокам и, позади них,— к задней кишке. Кроме того, от сплетения отходят и нервы к париетальной мускулатуре задних сегментов (Fahlander [5]).

У взрослых насекомых общее число свободных ганглиев брюшка обычно не превышает восьми; половое отверстие обычно помещается на заднем краю VIII сегмента. Остальные сегменты — IX, X и XI — большей частью рудиментарны, и ганглии их слиты с ганглием VIII сегмента. Процесс слияния ганглиев у ряда форм может идти и дальше. Но так или иначе, последний ганглий брюшной цепочки насекомых представляет, как и у Chilopoda, результат слияния ганглиев нескольких последних члеников, по меньшей мере — от последнего членика тела до генитального включительно. В силу этого последний, сложный ганглий брюшной цепочки насекомых иннервирует как половой аппарат, так и задний отдел кишечника. Однако детали иннервации этих органов, столь важные и для морфологии и для физиологии насекомых, изучены лишь для единичных объектов (плавунец, Holste [6]; домашняя пчела, Rhem [7], и немногие другие). Ни для кого из двукрылых, насколько нам известно, иннервация полового аппарата и задней кишки до сих пор не описана.

Нами была изучена иннервация женского полового аппарата и задней кишки малярийного комара Anopheles muculipennis. Наблюдения производились на живом объекте. Самки вскрывались под лупой, в физиологическом растворе. Для вскрытия выбирались голодные особи. Делался надрез с боков VI или VII члеников брюшка, покровы спинной стороны осторожно удалялись, отрезалась и удалялась средняя кишка с мальпигиевыми сосудами, а также трахеи яичников, и, таким образом, постепенно освобождались органы задней половины брюшка. После этого они рассматривались под различными увеличениями и зарисовывался ход

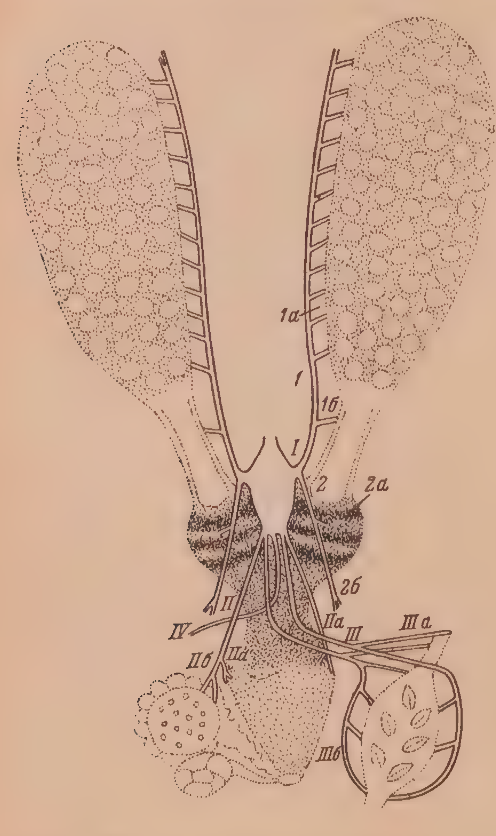


Схема иннервации полового аппарата самки Anopheles maculipennis (рисунок, комбинированный из отдельных наблюдений на живом объекте)

I — нерв VII сегмента брюшка (n. septimi segmenti abdominis): *1* — нерв яичника (n. ovarialis), *1а* — его ветвь к яичнику (ramus ovarialis), *1б* — его ветвь к яйцеводу (r. oviductinis), *2* — ампуло-париетальный нерв (n. ampulo-parietalis), *2а* — его ветвь к ампулам яйцеводов (r. ampullaris), *2б* — его ветвь к стенке тела VII сегмента (r. parietalis); *II* — нерв VIII сегмента брюшка (n. octavi segmenti abdominis); *IIа* — его ветвь к влагалищу (r. vaginalis): *IIб* — его ветвь к семеприемнику (r. spermathecalis): *III* — нерв задней кишки (n. intestinalis ultimi segmenti abdominis); *IIIа* — его ветвь к задней кишке (r. colicus); *IIIб* — его ветвь к прямой кишке (r. rectalis): *IV* — непарный нерв последнего сегмента брюшка (n. impar ultimi segmenti abdominis)

нервов. Препаровка нервов комара, при малых размерах и нежности объекта, технически трудна, и при каждом вскрытии нам обычно удавалось восстановить лишь часть картины, так что окончательные выводы построены на большом числе вскрытий и зарисовок.

Как известно, последний ганглий брюшной цепочки Anopheles расположен в VII членике брюшка и представляет продукт слияния ганглиев, принадлежащих VII и всем последующим членикам. На продольных микротомных срезах через брюшко комара в составе этого ганглия хорошо видны две невропилярные массы: передняя, соответствующая ганглию VII членика, и задняя, очевидно, соответствующая слившимся ганглиям VIII и всех последующих члеников (IX и X).

Схема иннервации полового аппарата и задней кишки самки Anopheles представлена на рисунке. Из рисунка видно, что от передней половины сложного ганглия, соответствующей ганглию VII сегмента, отходит всего одна пара нервов, как это обычно и бывает в брюшных ганглиях высших насекомых; это нервы VII сегмента брюшка (*I*); почти от основания каждый из них делится на два нерва: идущий кпереди нерв яичника и

идущий кзади ампуло-париетальный нерв. Нерв яичника дает две ветви: ветвь к яичнику (*Iа*) и ветвь к яйцеводу (*Iб*); ветвь к яичнику идет вдоль медиальной стороны яичника своей стороны и отдает многочисленные, метамерно расположенные веточки к яичнику. Ампуло-париетальные нервы, отдав по ветви к ампулам яйцеводов, идут дальше к мускулам и покровам своего сегмента.

От задней части сложного ганглия, соответствующей ганглиям VIII, IX и X сегментов, отходят две пары нервов и один непарный нерв.

Первая пара относящихся сюда нервов (*II*), влагалищные нервы, идет к влагалищу, причем один из них, первый, отдает веточку к семеприемнику (*IIб*); эта веточка делится дихотомически, и ее разветвления с двух сторон подходят к стенке семеприемника. Кроме того, оба влагалищные нерва отдают по тонкой веточке к покровам, но точно проследить их отхождение нам не удалось. Надо думать, что влагалищные нервы морфологически принадлежат VIII членику брюшка, во-первых, потому, что они отходят ростральнее всех остальных нервов, отходящих от заднего края сложного ганглия, и, во-вторых, ввиду того, что половое отверстие, а следовательно, и влагалище, принадлежат VIII членику.

Вторая пара нервов, отходящих от задней части сложного ганглия (*III*), представляет собой нервы задней кишки; пройдя значительное расстояние, каждый из нервов этой пары делится на две ветви; одна из них (*IIIа*) идет к задней кишке, другая (*IIIб*) — к прямой кишке; последняя, в свою очередь, дает веточки к ректальным железам. Можно думать, что рассматриваемая пара нервов (*III*) морфологически принадлежит X, последнему сегменту, так как иннервация задней кишки у всех членистых происходит за счет ганглиев последнего членика тела.

Область иннервации непарного нерва нами не изучена.

Сравнивая установленные нами области иннервации отдельных нервов последнего брюшного ганглия самки Anopheles с тем немногим, что известно на этот счет для других насекомых, мы находим значительное сходство с данными Рема (Rehm [7]) для домашней пчелы (Apis mellifica). Половой аппарат пчелы также получает нервы от ганглиев VII и VIII сегментов, причем влагалище получает нервы от ганглия VIII, а яичники и парные яйцеводы — от ганглия VII сегмента. У плавунца (Dytiscus), по Гольсте (Holste [6]), последний, VI ганглий брюшка, состоящий из нескольких слитых ганглиев, отдает всего две пары нервов; первая иннервирует VII сегмент, вторая — VIII и все последующие, рудиментарные сегменты, а также половые органы, заднюю кишку и анальные железы; таким образом, плавунец пошел дальше по пути слияния задних ганглиев брюшка и объединения их нервов, нежели пчела и Anopheles, а эти последние — значительно дальше, чем многоножки - Chilopoda.

Литература

1. Заварзин А. А., О гистологическом составе брюшного непарного нерва насекомых (1924), Избр. труды, т. I, 1952.— 2. Ливанов Н. А., Класс полихет (Polychaeta), Руковод. зоол., т. II, 1940.— 3. Орлов Ю. А., Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern), Zschr. wiss. Zool., Bd. 122, 1924.— 4. Alexandrowicz J. S., The innervation of the heart of cockroach (Periplaneta orientalis), J. Compar. Neurology, vol. 41, 1926.— 5. Fahlander K., Beiträge zur Anatomie und systematische Einteilung der Chilopoden, Zool. Bidr. fr. Uppsala, XVII, 1938.— 6. Holste G., Das Nervensystem von Dytiscus marginalis, Zschr. wiss. Zool., Bd. 96, 1910.— 7. Rehm E., Die Innervation der inneren Organe von Apis mellifica, zugleich ein Beitrag zur Frage des sogenannten sympatischen Nervensystems der Insekten, Zschr. Morphol. u. Oekol. d. Tiere, Bd. 36, 1939.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

К МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ЛИЧИНКИ МИНОГИ

П. П. БАЛАБАЙ

Институт агробиологии Львовского филиала АН УССР

Большинство современных морфологов рассматривает организацию пескоройки как весьма примитивную и ищет в ней указаний на первичное строение предков круглоротых или же и всех бесчелюстных вообще. Исходя отсюда, создают схемы строения этих предков и делают широкие выводы о направлении филогенетического развития бесчелюстных [5, 9, 11, 12].

Однако никто из упомянутых авторов, по сути говоря, не поставил прямо вопроса о том, действительно ли организация пескоройки настолько примитивна и действительно ли она дает указания на первичную организацию предковых форм? Этот вопрос мы и попытались разрешить в данной работе, используя материал ряда предыдущих наших исследований по морфологии круглоротых. При этом главное внимание было обращено на висцеральный аппарат, в котором в наибольшей мере проявляются особенности строения пескоройки и которому были посвящены предыдущие наши работы.

Организация жаберной области личинки миноги характеризуется, прежде всего, наличием в ней системы мерцательных желобков, обуславливающей полупассивный характер питания пескоройки [4] при помощи слизистого тяжа, располагающегося в жаберной полости и задерживающего мельчайшие питательные частицы, поступающие туда с водой во время дыхания. Сходство системы желобков с таковой низших хордовых дает основание предполагать, что она представляет собой примитивную структуру, унаследованную от отдаленных предков позвоночных. Сохранение ее у личинки миноги связано, можно думать, с подводно-подземным образом жизни этого животного.

Второй особенностью жаберной области пескоройки является общая схема ее организации. Основные черты строения этой области развиваются еще на ранних стадиях онтогенеза пескоройки и в ней отсутствует ряд черт, свойственных (и характерных) для сформированной миноги. Так, пищевод здесь не обособлен от дыхательного аппарата, жаберные мешки представляют собой щели, широко сообщающиеся с центральной частью жаберной полости (нет сумчатого строения жаберных мешков и обширных кровеносных синусов, окружающих их), вода во время дыхания протекает через жаберный аппарат в направлении от рта к наружным жаберным отверстиям (в то время как у миноги она втекает и вытекает через наружные жаберные отверстия) и пр. [1]. Благодаря этому общая схема организации жаберного аппарата пескоройки больше напоминает жаберный аппарат рыб, амфибий, а в принципе — и всех низших хордовых, чем аппарат сформированной миноги. Такое сходство с очень отдаленными формами указывает на то, что жаберный аппарат пескоройки в общей своей организации сохраняет весьма большую примитивность;

о том же говорит и формирование его на ранних стадиях онтогенеза. Сохранение этой примитивности можно поставить в связь с сохранением в жаберной полости приспособлений к примитивному пассивному способу питания, тесно связанному с дыхательным процессом.

Наконец, третьей характерной чертой жаберного аппарата пескоройки является мощное развитие велюма. Этот орган не только регулирует здесь направление тока воды, как у миноги, но и активно — движением своих створок — способствует ее продвижению через дыхательный аппарат. Эксперименты с живыми пескоройками [1] показали, что сокращение периферически расположенной жаберной мускулатуры обуславливает у пескоройки сжимание только наиболее периферических частей жаберных мешков, не отражаясь на более глубоких частях последних, а тем более — на центральной части жаберной полости (которая у миноги, наоборот, играет, повидимому, роль главного резервуара при обмене воды в дыхательном аппарате [1]). Такая недостаточность воздействия упомянутой мускулатуры на жаберную полость[1] компенсируется действием велюма, который усиливает протекание воды через эту полость и таким образом интенсифицирует процессы дыхания и питания пескоройки. Возможно, что кроме этой интенсификации, функция велюма создает еще наиболее благоприятные условия для действия приспособлений к захватыванию пищевых частиц (устраняя регулярные изменения объема жаберной полости), а может быть, и способствует образованию самого слизистого тяжа (см. выше), выталкивая слизистые частицы из окологлоточного мерцательного желобка.

Во время метаморфоза [2, 3] — с перестройкой всего жаберного аппарата и редукцией системы мерцательных желобков — уменьшается в размерах и велюм, в значительной степени дегенерирует его мускулатура, и он превращается в небольшой клапан на границе ротовой полости и дыхательной трубки, регулирующий направление тока воды во время дыхания. Исходя из такой истории развития велюма, а также учитывая трудность допущения существования такого образования у общих предков круглоротых (в связи с разным строением его у миног и миксиновых), приходится считать, что мощное развитие велюма у пескоройки является вторичной, чисто личиночной чертой этой формы.

П р е д ж а б е р н а я о б л а с т ь пескоройки характеризуется гораздо меньшей степенью дифференцировки, чем жаберная область. По сути, она представляет собой короткую и широкую тонкостенную трубку, в которой располагается и двигается велюм и которая проводит воду от ротового отверстия к жаберному аппарату. Во время метаморфоза все структуры этой области дегенерируют и заменяются новообразованными имагинальными структурами [2, 3, 10].

По поводу преджаберных структур пескоройки неоднократно высказывались предположения о первичной их природе. Однако эти предположения не подтверждаются при более внимательном рассмотрении данных структур. Так, сходство строения преджаберных мускулов с жаберными констрикторами, которое явилось основанием для их гомодинамизации [5], может быть объяснено не только общим происхождением этой мускулатуры, но и самим строением и функциональными свойствами преджаберной области (см. выше). О первичности этих мускулов не говорят также ни их иннервация, ни онтогенез (согласно новейшим данным [7, 8]). Наоборот, полная дегенерация этой мускулатуры во время метаморфоза скорее является указанием на вторичный (личиночный) ее характер.

[1] Зависит ли указанная недостаточность воздействия от несколько меньшей мощности мускулатуры пескоройки или от общего строения дыхательного аппарата, в котором отсутствуют приспособления для передачи давления от периферии глубоким частям аппарата (что у миноги, повидимому, выполняют кровеносные синусы), — сказать трудно. Более вероятным представляется второе предположение, так как разница в мощности мускулатуры невелика.

Слизисто-хрящевой скелет пескоройки (состоящий из вентро-латеральной пластинки с двумя дугообразными утолщениями и слабо выраженной ростро-дорзальной пластинки) рассматривался обычно как первичное образование на основании двух предположений: 1) о превращении во время метаморфоза слизисто-хрящевых структур в элементы имагинального скелета (допущение более старых авторов) и 2) о гомологичности этих структур элементам эндоскелета цефаласпид [9, 12]. Однако специальные исследования по метаморфозу миноги показали, что слизисто-хрящевые структуры не превращаются в имагинальные; они дегенерируют во время метаморфоза, не давая начала никаким элементам дефинитивного скелета [2, 3, 6]. Что касается сравнения слизисто-хрящевого скелета пескоройки и эндоскелета цефаласпид [9, 12], то оно базируется главным образом на сравнении общей конфигурации обоих скелетов (выдвигавшейся еще Гаскелом) (ср. рис. 4 и 94 Stensio [12]). В действительности же ростро-дорзальную пластинку этого скелета нельзя сравнивать с ростральной частью висцерального эндоскелета цефаласпид, так как они резко отличаются своим отношением к соседним органам: ростро-дорзальная пластинка, лежащая в «верхней губе», расположена спереди от всех других висцеральных элементов и спереди от ротового отверстия, ростральная же часть висцерального эндоскелета цефаласпид (как и вся передняя часть их головного щита) связана с тремя первыми висцеральными дугами (и соответствующими жаберными сосудами) и прикрывает ротовое отверстие сверху. Что же касается вентро-латеральной пластинки, то ее вообще не с чем сравнивать у цефаласпид, так как соответствующие части их висцерального аппарата вовсе не сохранились (на их месте находится оро-бранхиальное окно).

С другой стороны, относительно поздняя закладка слизисто-хрящевого скелета в онтогенезе [5, 10], его полная дегенерация во время метаморфоза (см. выше) и отсутствие подобных образований у других позвоночных позволяют считать этот скелет вторичным образованием личиночного характера.

Поскольку же и другие системы преджаберной области не обнаруживают ясных черт первичного строения (нервная и кровеносная системы), то и всю структуру этой области у пескоройки можно рассматривать как личиночное образование, временно возникающее в передней части висцеральной трубки в связи с приспособлением ее к помещению и работе мощного велюма пескоройки.

Чисто личиночным приспособлением является, повидимому, и в е р х н я я г у б а пескоройки, помогающая животному зарываться в дно водоема. Об этом говорят существование ее только во время личиночной жизни и отсутствие подобных органов у других хордат.

Из прочих особенностей пескоройки необходимо отметить задержку в развитии глаза, что явственно связано с ограниченностью его функции при жизни в субстрате. (Повидимому, с этой задержкой связано и возникновение здесь временной ретины — ретины А,— дающей возможность глазу функционировать еще до полного его сформирования).

В связи с незначительными размерами глаза стоит в немалой степени, можно думать, и задержка в развитии неврального черепа, боковые стенки которого у миноги участвуют в образовании орбит. Ограниченность же общих движений тела обуславливает, по всей вероятности, недоразвитие верхних дуг позвоночника.

Из изложенного можно заключить, что основные отличия организации пескоройки от имагинальной формы связаны — непосредственно или посредственно — с жизнью животного в субстрате.

Однако с морфологической точки зрения они имеют разный характер: одни из них представляют собой несомненно анцестральные признаки, унаследованные от далеких предков круглоротых (система мерцательных желобков и общее строение жаберного аппарата), другие являются личи-

ночными приспособлениями (мощное развитие велюма, строение преджаберной области и «верхняя губа»), и, наконец, третьи представляют собой, повидимому, результат задержки эмбрионального развития отдельных органов в связи с ограниченностью их функции в условиях жизни пескоройки (глаз, череп, позвоночник). Эта последняя группа, однако, нерезко отграничена от первой, так как происхождение тех и других признаков сходно и разница заключается, главным образом, лишь в значении их для организации личинки.

Из сказанного вместе с тем вытекает, что организацию пескоройки нельзя рассматривать ни как полностью повторяющую признаки предков, ни как исключительно новообразование. Здесь комбинируются черты разного происхождения, и в зависимости от этого их и надо учитывать в построениях филогенетического порядка.

Литература

1. Балабай П. П., Апарат дихання у Cyclostomata, Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР, 3, 1935.— 2. Балабай П. П., Метаморфоз висцерального аппарата миноги, ДАН СССР, LIII, 8, 1946.— 3. Балабай П. П., К вопросу о замещении «слизистохрящевой» ткани дефинитивным хрящом в онтогенезе миноги, Зоол. журн., XXVII, 3, 1948.— 4. Балабай П. П., Наблюдения над питанием пескоройки, ДАН СССР, LXXVII, 2, 1951.— 5. Северцов А. Н., Исследование об эволюции низших позвоночных, I. Морфология скелета и мускулатуры головы циклостом, Русск. арх. анат., гистол. и эмбриол., I, 1, 1916.— 6. Третьяков Д. К., Die schleimknorpeligen Bestandteile im Kopfskelett von Ammocoetes, Zschr. wiss. Zool., 133, 3/4, 1929.— 7. Claydon G. I., The premandibular region of Petromyzon planeri, p. I, Proc. Zool. Soc. London, 108, ser. B, 1938.— 8. Damas H., Recherches sur le développement de Lampetra fluviatilis L., Contribution à l'étude de la céphalogenèse des vertébrés, Arch. Biol., 55, 1944.— 9. Holmgren N. u. Stensiö E., Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen und Fische, Handb. vergl. Anat. Wirbelt., herausg. Bolk, Göppert. u. a., IV, 1936.— 10. Johnels Al., On the development and morphology of the sceleton of the head of Petromyzon, Acta Zool., 29, 1948.— 11. Naef A., Phylogenie der Tiere, Handb. Vererbungwiss., III, 1931.— 12. Stensiö E., The downtonian and devonian Vertebrates of Spitzbergen, P. I. Cephalaspidae, Skr. Swalbard. Nordishavet, 12, 1927.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

РАЗВИТИЕ АРТЕРИАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОВЫ У ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

Зоологический институт Академии наук СССР

Проблема происхождения наземных позвоночных может считаться разрешенной лишь в самой общей форме. Основной материал для ее разрешения был получен в результате морфологических исследований и успехов палеонтологии. С одной стороны, это были сведения относительно строения ископаемых кистеперых рыб (работы Gregory, Stensiö, Romer), а с другой стороны, исследования строения низших наземных позвоночных (Goodrich, Северцов) и, в особенности, стегоцефалов (Watson, Сушкин, Säve-Söderbergh, Быстров, Ефремов). Детальное разрешение проблемы должно привести к вскрытию последовательности и к пониманию причин и характера всех преобразований, связанных с переходом от водной жизни кистеперых рыб к наземно-воздушной жизни четвероногих позвоночных. К сожалению, палеонтология ограничена в возможностях непосредственного изучения и сравнения главным образом лишь костным скелетом. Строение хрящевого скелета и, в особенности, мягких частей (мышц, сосудов, нервов) ископаемых животных может быть восстановлено лишь на основании косвенных данных (рельефа костей) при сравнении со строением ближайших современных форм. Это с большим успехом проводилось некоторыми авторами (например, R. W. Miner в отношении мускулатуры конечностей Eryops и, в особенности, работы А. Быстрова и И. Ефремова в отношении кровеносной и нервной систем головы стегоцефалов (Dvinosaurus и Benthosuchus).

Однако более широкое сравнительноморфологическое исследование требует применения всего арсенала современных средств и, в особенности, использования также и материалов эмбриологического изучения низших наземных позвоночных. Из последних большого внимания заслуживают хвостатые амфибии, как формы наиболее близкие к стегоцефалам. Правда, современные хвостатые амфибии представляют собой лишь деградировавших потомков стегоцефалов. На всем их строении лежит отпечаток некоторого упрощения, известного недоразвития (неотении), связанного с частичным возвратом к жизни в водной среде. Однако эти изменения, наметившиеся уже у многих стегоцефалов (и притом в особенности у позднейших их представителей), выражены не у всех Urodela в одинаковой степени и касаются все же главным образом скелета (об истории которого мы имеем достаточное представление по данным палеонтологии). Естественно, что наше внимание должны привлечь те из более примитивных, мало специализированных представителей хвостатых амфибий, у которых явления неотении сравнительно мало выражены. Американское семейство Plethodontidae включает бесспорно наиболее специализированных представителей хвостатых амфибий. Наиболее типичными из современных Urodela, ведущих в основном наземный образ жизни и,

вместе с тем, наиболее широко распространенных, являются представители семейства Salamandridae, включающего, кроме настоящих саламандр, также многочисленную группу тритонов (Triton). Несомненно, они сохранили целый ряд признаков примитивной организации (особенно Pleurodeles), утраченных неотеничными формами семейств Sirenidae, Proteidae, Amphiumidae. Весьма примитивными по своей организации являются Cryptobranchidae; однако это также водные формы с признаками неотении. Нобль (Noble [13]) считает, что они произошли в результате частичной остановки на личиночной стадии развития, от каких-то Hynobiidae. Вот это последнее семейство, ограниченное в своем распространении азиатским материком (и японскими островами), и включает ряд наиболее примитивных хвостатых амфибий современности. Более известные их представители включаются в роды Hynobius, Onychodactylus, Ranidens. Представители рода Hynobius широко распространены и являются по образу жизни наиболее наземными формами. Onychodactylus и Ranidens (так же как и другие представители семейства) связаны в своей жизни с горными ручьями и проводят значительное время в воде.

Исследование развития скелета конечностей Hynobius (Salamandrella) Kayserlingii и Ranidens sibiricus (Шмальгаузен [4, 5]) показало сохранение в их онтогенезе ряда исключительно примитивных признаков (множественность centralia, рудименты постаксиальных лучей). Некоторые признаки примитивной организации найдены и в слуховой области (Шмальгаузен [6]). Все это является достаточным объяснением для выбора этих форм в качестве основных объектов эмбриологического исследования в пределах названной проблемы. К сожалению, собранный мной в свое время богатейший материал по развитию Hynobius Kayserlingii почти весь исчез во время Отечественной войны. Сохранились только немногие готовые препараты — серии разрезов. Кроме этого, в моем распоряжении имеется коллекция взрослых животных разных возрастов, собранная для меня Б. Г. Новиковым под Свердловском. В отношении Ranidens sibiricus мой материал, собранный по моей просьбе В. Н. Шнитниковым, включает личиночное развитие, начиная с вылупления из оболочек яйца, стадии метаморфоза и разные возрасты взрослых животных. Для сравнения я пользовался также материалами по развитию Amblystoma, Triton, Pleurodeles, Salamandra, Salamandrina, а также Necturus. Основное внимание я обратил на историю развития слуховой области головы, как место наиболее глубоких преобразований при переходе к наземно-воздушной жизни. Однако, предприняв комплексное исследование различных органов и систем в их взаимосвязи, я столкнулся с недостаточной изученностью кровеносных сосудов головы. Так как факты, касающиеся развития артериальной системы головы, имеют также и самостоятельное значение, я выделяю эту часть работы в отдельное сообщение.

Литературные данные

При изучении развития артериальной системы головы амфибий главное внимание, естественно, уделялось процессам развития жаберного кровообращения личинки и его преобразования во время метаморфоза. Эти исследования дали возможность провести сравнение и установить гомологию между артериальными дугами и их производными у рыб и у наземных позвоночных. Работы Боаса (Boas [8]) и Маурера (Maurer [11]) положили основу нашим знаниям в этой области. Однако вопрос кровоснабжения головы у амфибий остался в этих работах весьма мало освещенным. Он выясняется отчасти в описательных анатомических работах типа монографий, как, например, для лягушки. Для хвостатых амфибий имеются немногие сравнительноанатомические описания. В общей форме

изучены преобразования артериальной системы головы Plethodontidae (McMullen [12]). Целый ряд данных имеется в работе Дрюнера (Drüner [9]), посвященной висцеральной мускулатуре Urodela. Наконец, обстоятельное описание кровеносной системы аксолотля и его преобразований во время метаморфоза дано А. Быстровым [1].

Несмотря на эти исследования, у нас все же нет мало-мальски целостной картины развития и эволюции кровеносной системы головы амфибий, так как нет ни одной работы, в которой было бы проведено сравнительноморфологическое исследование на разных стадиях онтогенеза. Поэтому морфологическое значение отдельных сосудов, их генетическая связь с артериями рыб, их преобразования в ряду амфибий остаются совершенно неясными (хотя эти же вопросы сравнительно хорошо освещены в отношении высших позвоночных, начиная с рептилий и кончая млекопитающими и человеком).

Из имеющихся литературных данных можно только установить, что у амфибий кровоснабжение головы осуществляется, как и у высших позвоночных, посредством двух пар сонных артерий — art. carotis externa и art. carotis interna, производных от третьей артериальной дуги зародышей (впрочем, в отношении art. carotis externa имеются на этот счет еще крупные разногласия). Внутренняя сонная артерия, как всегда, снабжает кровью мозг и высшие органы чувств. Но она отдает также своеобразную, характерную для амфибий, art. quadrato-mandibularis, снабжающую челюсти и челюстную мускулатуру. В некоторых случаях имеется еще другая ветвь — art. petrosa lateralis (Drüner [9]), выходящая на височную область черепа (art. temporalis) и снабжающая также челюстную мускулатуру. У взрослых Urodela a. quadrato-mandibularis заменяется иногда новой art. mandibulo-jugularis, отходящей от системной дуги аорты (т. е. четвертой артериальной дуги зародыша). У взрослых лягушек челюстные артерии отходят, однако, от кожно-легочной артерии (т. е. от шестой артериальной дуги зародыша).

Как видно, кровоснабжение головы амфибий оказывается весьма своеобразным. Артерии головы располагаются иначе, чем у других позвоночных. Их онтогенез остается неизученным. Соответственно и морфологическое значение этих сосудов, их происхождение и гомологии остаются неизвестными. Своеобразие артериальной системы амфибий сказывается и на ранних стадиях онтогенеза. Для того чтобы уяснить его происхождение, необходимо провести сравнение с онтогенезом артериальной системы рыб.

Основной артериальный ствол позвоночных животных — спинная аорта развивается всегда в связи с эмбриональной системой дуг аорты. Таковых у большинства позвоночных закладывается не менее шести: одна в области челюстной дуги зародыша, другая в области гиоидной дуги и остальные в области четырех (или у рыб до пяти-семи) жаберных дуг. Однако у амфибий, несмотря на их относительную примитивность, гиоидная дуга, повидимому, не закладывается вовсе (у Rana temporaria, повидимому, имеется рудимент этой закладки). При дальнейшей дифференцировке дуг аорты на приносящие и выносящие жаберные артерии первые две дуги занимают не только у амфибий, но и у рыб, особое положение: 1) всегда рано исчезает приносящая часть челюстной дуги, т. е. челюстная дуга теряет связь с брюшной аортой. Вместе с тем у рыб развивается анастомоз между выносящей частью челюстной артерии и выносящей гиоидной артерией. Через этот анастомоз развивающаяся затем челюстная полужабра («ложножабра») снабжается артериальной кровью (Крыжановский [3]). Выносящая часть челюстной дуги сохраняет обычно свою связь с областью корней аорты (с сонной артерией), но дает также постоянно значительную ветвь art. ophthalmica, снабжающую у рыб хориоидальную железу глаза; 2) приносящая часть гиоидной артериальной дуги сохраняется только у рыб, имеющих нормально функционирующую

гиоидную полужабру (селахии, Lepidosteus). У осетровых рыб и у Ceratodus, также обладающих гиоидной полужаброй, она снабжается артериальной кровью из выносящей системы, т. е. она оказывается, как и челюстная полужабра, «ложножаброй». Следовательно, у всех рыб с костным скелетом, за исключением Lepidosteus, приносящая часть гиоидной дуги рано исчезает (впрочем, и у Lepidosteus она сначала редуцируется, а затем развивается вторично, заново). Выносящая часть гиоидной дуги несет поэтому артериальную кровь в обратном направлении — не из жабры, а из системы спинной аорты (корней аорты) и снабжает кровью область жаберной крышки с лежащей под ней ложножаброй. Кроме этого, в связи с гиоидной артериальной дугой развивается у рыб еще одна, весьма постоянная артерия — art. orbitalis, снабжающая значительную часть боков головы — область орбит и челюстей. Эта артерия получает нередко самостоятельное отхождение от внутренней сонной артерии впереди от места отхода гиоидной артерии.

Для наземных позвоночных и, в особенности, для амфибий также характерно раннее исчезновение приносящих частей первых двух дуг аорты. При отсутствии челюстной ложножабры и гиоидной полужабры не развивается и соответствующее кровообращение в области челюстной и гиоидной дуги. Однако в выносящих частях этих артериальных дуг развиваются характерные артериальные сосуды, вполне сравнимые с сосудами, развивающимися в этой области у рыб. Так, у рептилий, птиц и млекопитающих развивается характерная art. stapedia (art. facialis), представляющая, несомненно, art. orbitalis рыб.

У амфибий, как было указано, артериальная система головы весьма своеобразна. Тем интереснее, однако, что в ее развитии удалось установить не только общие черты сходства с высшими позвоночными, но и с артериальной системой рыб. Это сходство оказывается иногда поразительно полным. Некоторые хвостатые амфибии сохранили в кровеносной системе многие черты примитивной организации. Специализация же кровеносной системы амфибий, выраженная на позднейших стадиях развития, и в особенности у бесхвостых амфибий, явно связана со своеобразием условий их существования.

Закладка основных артерий головы у Hynobiidae

Дуги аорты развиваются у амфибий, как и у других позвоночных, в краниокаудальном порядке, т. е. первой закладывается челюстная дуга. Гиоидная дуга у Hynobius полностью не развивается (относительно Ranidens вопрос остается открытым, так как у меня нет материала по эмбриональным стадиям развития), и ближайшей следующей дугой оказывается третья дуга аорты, т. е. первая жаберная. На реконструкции (рис. 1) видны эти две дуги и зачаток следующей — второй жаберной, развивающейся со спинной стороны зародыша, т. е. от спинной аорты. На немного более поздней стадии развития у эмбриона 8,5 мм длиной, кроме челюстной и двух жаберных дуг аорты, на дорсальной же стороне появляется зачаток третьей жаберной и у эмбриона 10 мм длины — зачаток четвертой (легочной) дуги. Как видно на рис. 2 и 3, в это время закладываются и первые артерии головы — внутренняя сонная артерия, как переднее продолжение корней аорты, и ветвь челюстной дуги, входящая в Рускониев крючок — балансер. Челюстная дуга аорты занимает вполне типичное положение вдоль заднего края зачатка скелета этой дуги (palatoquadratum). После своего отхода от артериального ствола челюстная дуга аорты пересекает нижний конец гиоида, ложится непосредственно позади края спиракулярной складки, огибает его снаружи и затем только в области челюстного сустава подходит вплотную к небноквадратному хрящу. В своей дорсальной половине челюстная дуга аорты занимает

уже вполне типичное положение, располагаясь вдоль заднего края скелета этой дуги и впереди от спиракулярной складки. Такое как будто промежуточное положение вентральной части челюстной дуги аорты объясняется расположением короткого артериального ствола, от которого первые дуги аорты направляются косо вперед, а последние — косо



Рис. 1. Реконструкция головы эмбриона Hynobius около 7,5 мм длиной. Изображена левая половина головы и артериальные дуги правой стороны

au — слуховой пузырек, *aod* — спинная аорта, *md* — челюстная дуга аорты, *na* — обонятельная ямка, *oc* — глаз, *1, 2* — жаберные дуги аорты, *1 br* — первый жаберный мешок, *V, VII, IX, X* — ганглии головных нервов

назад, а также редукцией спиракулярной щели. Во всяком случае это не может быть оправданием для неудачного обозначения этой дуги как «гиомандибулярной» (Maurer [11]).

Гиоидная дуга в своей вентральной части не закладывается, а в дорсальной части закладываются, с некоторым запозданием, обычно лишь ее производные.

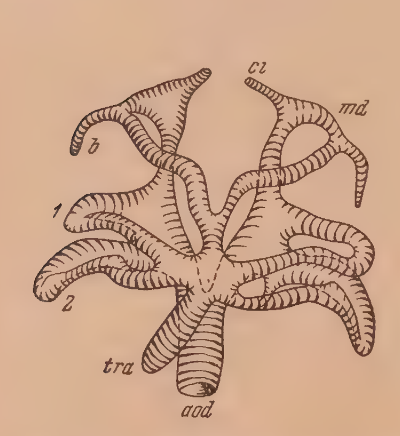


Рис. 2. Реконструкция артерий головы эмбриона Hynobius 8,5 мм длиной. Вид с брюшной стороны

aod — спинная аорта, *b* — артерия балансера, *cl* — внутренняя сонная артерия, *md* — челюстная дуга аорты, *tra* — ствол брюшной аорты, *1—4* — жаберные дуги аорты

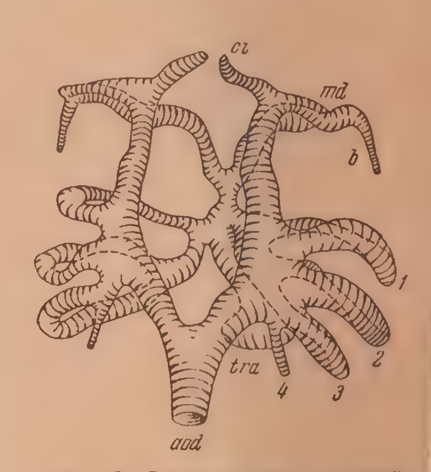


Рис. 3. Реконструкция артерий головы эмбриона Hynobius 10 мм длиной. Вид со спинной стороны

Обозначения те же, что на рис. 2.

На развитии жаберного кровообращения я останавливаться не буду, так как этот вопрос изучен в достаточной мере (Boas [8], Maurer [11]). Перехожу к описанию развития важнейших артерий головы.

В вентральной части головы развивается art. carotis externa, непосредственно как переднее продолжение нижнего конца выносящей первой жаберной артерии, т. е. в своем дефинитивном положении. Временно она вступает в связь с челюстной дугой аорты (см. особое сообщение).

В дорсальной части артериальной системы прежде всего развивается крупная артерия на основе челюстной дуги аорты. Сохраняя свое прежнее положение в дорсальной части, а также снабжая значительной ветвью балансер, она в области челюстного сустава отдает новые ветви, разрастающиеся вперед, вдоль нижней челюсти. Это — типичная для личинок амфибий art. quadrato-mandibularis. Она располагается непосредственно позади palatoquadratum и проходит в латеровентральном направлении между этим хрящом и гиомандибулярным нервом, параллельно и

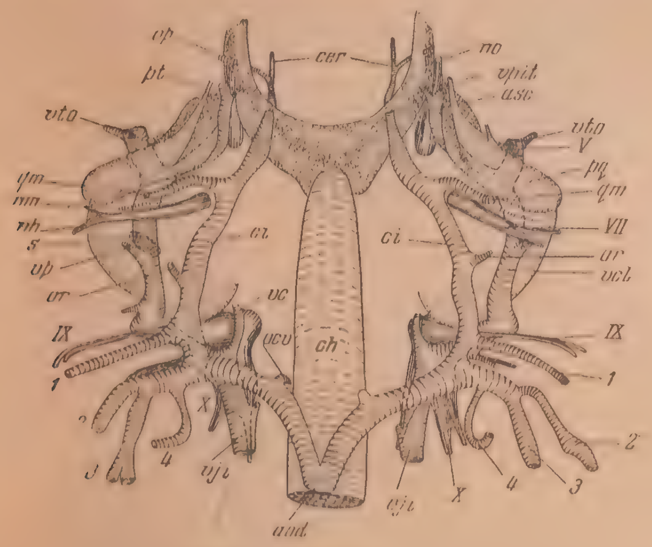


Рис. 4. Реконструкция дорсальных сосудов головы Hynobius около 15 мм длиной. Вид с брюшной стороны

aod — спинная аорта, *asc* — processus ascendens palatoquadrati, *cer* — art. cerebralis, *ch* — хорда, *ci* — внутренняя сонная артерия, *nh* и *nm* — гиоидная и челюстная ветви лицевого нерва, *no* — n. ophthalmicus profundus V, *ocv* — затылочно-позвоночная артерия, *op* — art. ophthalmica, *or* — art. orbitalis, *pq* — palatoquadratum, *pt* — processus pterygoideus palatoquadrati, *qm* — art. quadrato mandibularis, *s* — закладка stapes, *vc* — vena cerebralis, *vcl* — vena capitis lateralis, *vjt* — vena jugularis interna, *vp* — vena palatoquadrata, *vpit* — vena pituitaria, *vto* — vena temporo-orbitalis, *1—4* — жаберные артериальные дуги, *V — X* — головные нервы

непосредственно впереди от последнего. Совершенно в том же положении отходит и располагается челюстная артерия и у личинок двоякодышащих рыб (см. Шмальгаузен [7], рис. 5, Ceratodus; то же самое у Protopterus).

Впереди от места отхождения art. quadrato-mandibularis внутренняя сонная артерия проходит внутрь черепной коробки через отверстия в зачатках трабекул. Вслед за этим она отдает от себя боковую ветвь — art. ophthalmica, проходящую опять-таки через стенку трабекулы наружу к глазу.

В задней части внутренней сонной артерии, посредине между впадением первой выносящей жаберной артерии и отходом челюстной артерии, т. е. в положении дорсальной части гиоидной артериальной дуги, развивается небольшая вначале ветка, растущая в сторону, под слуховой областью черепа. Как раз в этом месте, непосредственно впереди от этой артерии, закладывается слуховая косточка — stapes. В таком же точно положении развивается у Ceratodus art. hyoidea (art. opercularis, Greil [10]), с передней ветвью, пересекающей зачаток pharyngohyale [см. Шмальгаузен [7], рис. 4—5 — art. orbitalis (art. temporalis, Greil)]. Как показывает дальнейшее развитие, положение, ветвление и область крово-

снабжения, эта артерия амфибий представляет несомненный гомолог art. orbitalis рыб.

Наконец, совсем позади от корней аорты, по бокам от хорды, в затылочной области головы развивается пара дорсально направленных ветвей — затылочно-позвоночные артерии, которые тут же и делятся на

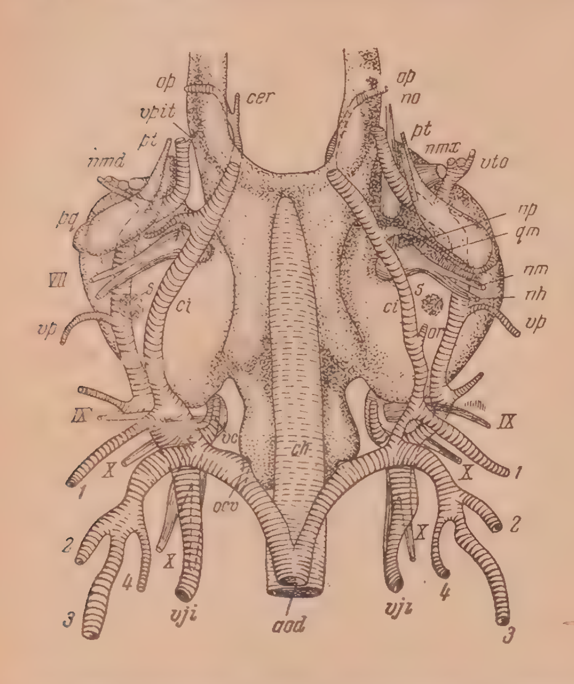


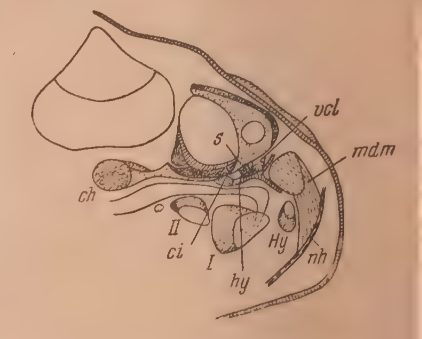
Рис. 5. Реконструкция дорсальных сосудов головы Ranidens 22 мм. Вид с брюшной стороны

nmd и *nmx* — n. mandibularis и n. maxillaris trigemini, *np* — n. palatinus facialis. Остальные обозначения те же, что на рис. 4

поднимающуюся вверх затылочную и идущую вдоль позвоночника назад — позвоночную артерию. Еще позднее, у больших личинок, в этой же области развивается идущая под основанием черепа вперед art. palatonasalis. Развитие основных артерий головы этим завершается. Это описание развития относится к Hynobius Kayserlingii. У Ranidens sibiricus

Рис. 6. Реконструкция (комбинация поперечных срезов) слуховой области Ranidens 23 мм. Вид сзади

ci — art. carotis interna, *hy* — art. hyoidea, *Hy* — конец гиоида, *mdm* — musculus depressor mandibulae, *nh* — n. hyoideus facialis, *ch* — хорда, *s* — закладка stapes, *vcl* — vena capitis lateralis, *I*, *II* — жаберные дуги скелета (обрезки)



наблюдается то же самое, с тем, однако, различием, что закладка art. orbitalis часто запаздывает, развивается неодновременно (рис. 5) или неравномерно на обеих сторонах, а в некоторых случаях оказывается более сложной, чем у Hynobius, обнаруживая свою исходную связь с гиоидной артерией (как у осетровых и у двоякодышащих рыб). В одном случае я нахожу у молодой (23 мм длины) личинки, на одной ее стороне, самостоятельную вполне типичную art. hyoidea, снабжающую musculus depressor mandibulae (рис. 6). В другом случае я нахожу эту же арте-

рию, опять-таки на одной стороне, соединившейся с ветвями челюстной артерии, и у более поздней личинки 26 мм длины (рис. 8 и 9).

У других Urodela артериальная система обнаруживает более или менее значительные уклонения от того,что мы описываем для Hynobiidae. Эти уклонения сводятся в одних случаях к упрощению строения на осно-

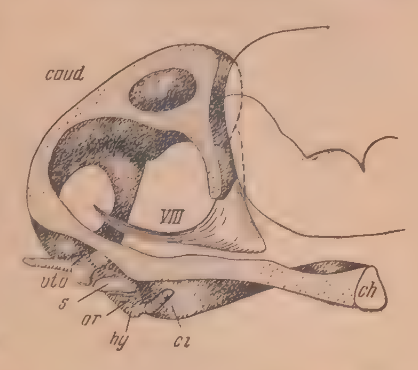


Рис. 7. Реконструкция (комбинация поперечных срезов) слуховой области Ranidens 25 мм. Вид спереди

caud — слуховая капсула, *ch* — хорда, *ci* — внутренняя сонная артерия, *hy* — arteria hyoidea, *or* — art. orbitalis, *s* — stapes, *vto* — vena temporo-orbitalis, *VIII* — слуховой нерв

ве раннего личиночного кровообращения (Amblystoma, Necturus) и связываются с явлениями неотении при возврате к постоянно́й жизни в воде. В других случаях мы видим, наоборот, дальнейшую специализацию и

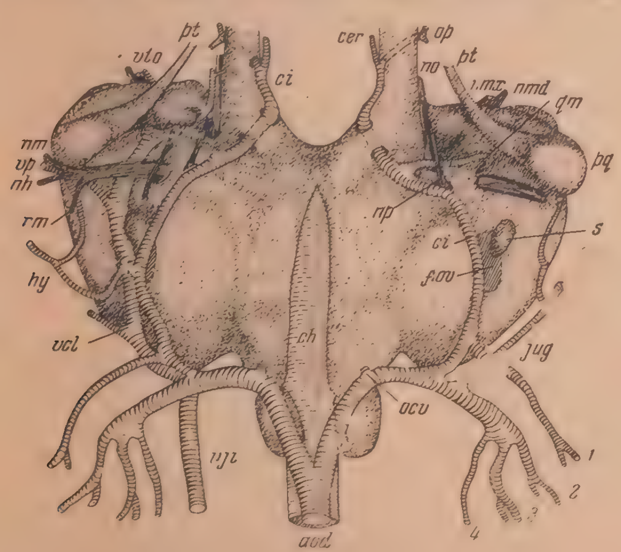


Рис. 8. Реконструкция дорсальных сосудов головы Ranidens 26 мм. Вид с брюшной стороны

aod — спинная аорта, *cer* — art. cerebralis, *ch* — хорда, *ci* — art. carotis interna, *fov* — овальное окно слуховой капсулы, *hy* — art. hyoidea, *jug* — art. jugularis, *nh* — nervus hyoideus facialis, *nm* — nervus mandibularis facialis, *nmd*, *nmx* — nervi mandibularis et maxilaris V, *no* — n. ophthalmicus profundus V, *np* — n. palatinus facialis, *ocv* — art. occipito-vertebralis, *op* — art. ophthalmica, *pt* — processus pterygoideus palatoquadrati, *pq* — palatoquadratum, *qm* — art. quadrato-mandibularis, *rm* — ramus muscularis nervi hyoidei facialis, *s* — stapes, *vcl* — vena capitis lateralis, *vji* — vena jugularis interna, *vp* — vena palatoquadrata, *vto* — vena temporo-orbitalis; *1—4* — жаберные артериальные дуги

раннее развитие дефинитивных состояний, как приспособление к наземно-воздушной жизни в специфических условиях. Так как различия в кровоснабжении головы касаются производных челюстной и гиоидной дуг аорты, то мы проследим за преобразованиями именно этих артерий.

Гиоидная дуга аорты в целом, как было сказано, у амфибий, повиди-
мому, никогда не развивается (есть указания на ее закладку у лягушки).
Однако дорсальная ее часть, которую мы обозначим как art. hyoidea, в
некоторых случаях не только рано развивается, но и достигает значитель-
ного развития.

Гиоидная артерия развивается в области верхней части подъязычной
дуги висцерального скелета, непосредственно позади закладки слуховой
косточки — stapes, которая признается за производное этой дуги. Она

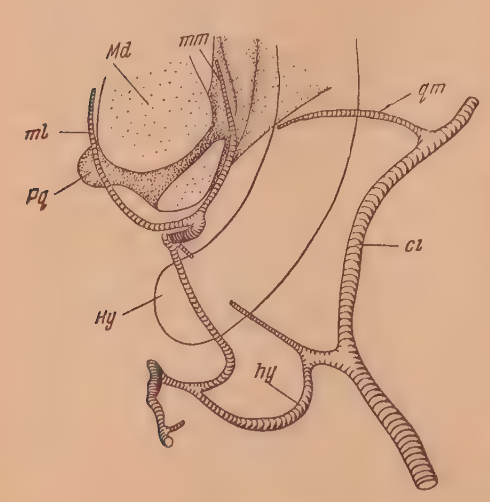


Рис. 9. Реконструкция гиоидной и челюстной артерий той же личинки Ranidens 26 мм. Вид с брюшной стороны

Hy — контур гиоида, *Md* — контур нижней челюсти, *ml* — art. mandibularis lateralis, *mm* — art. mandibularis medialis, *Pq* — palatoquadratum. Остальные обозначения прежние

снабжает главным образом musculus depressor mandibulae, который яв
ляется по происхождению гиоидной мышцей (m. adductor hyomandibulari
рыб и m. levator hyoidei двоякодышащих) и иннервируется лицевым нер
вом. Иногда она закладывается рано, еще до развития art. orbitali
(рис. 6). В одном случае у Ranidens (рис. 7) я нахожу самостоятельно
ее отхождение позади отхода art. orbitalis; однако в дальнейшем течени
обе артерии сливаются в одну art. orbitalis. Иногда и на сравнительн
поздних стадиях (личинка 26 мм длины) имеется мощная art. hyoidea
типичном положении. Подходя к m. depressor mandibulae она разделяет
ся на две главные ветви. Одна из этих ветвей огибает мышцу снаружи
спускается вниз к вентральной мускулатуре. Другая ветвь пронизывае
мышцу насквозь, проходя между поверхностной и глубокой ее порциями
отдает ветки для ее снабжения, подходит впереди к palatoquadratum
спускается вдоль его заднего края к челюстному суставу, где соединяетс
с ветвями челюстной артерии, которая здесь уже редуцируется. Неболь
шая ветвь гиоидной артерии проходит иногда и вдоль внутренней стенк
m. depressor mandibulae (рис. 9). Описанный вариант изображен на ре
конструкции, рис. 8, слева (правая сторона головы личинки) и, с больши
ми подробностями, на рис. 9. Однако на этой же реконструкции (рис. 8
справа та же, по своему распределению, артерия перенесла место свое
отхода назад, на вторую жаберную артерию (четвертую, или системну
дугу аорты). На более поздних стадиях развития это положение артери
снабжающей m. depressor mandibulae, оказывается типичным не тольк
для Hynobiidae (рис 10), но и для большинства других Urodela. В ново
положении мы назовем эту артерию яремной (art. jugularis) или, в слу
чае соединения с ветвями челюстной артерии,— яремно-челюстной (ar
mandibulo-jugularis).

Прежде чем перейти к дальнейшим усложнениям, связанным с преобразованиями челюстной артерии, мы рассмотрим, однако, строение гиоидной артерии личинки Pleurodeles Waltli, так как здесь оно оказалось исключительно примитивным. В моем распоряжении имеются три серии разрезов, относящиеся, к сожалению, лишь к одной и той же, примерно средней стадии развития, около 20 мм длины. Все три серии обнаруживают одинаковую картину распределения артерий головы, что исключает возможность индивидуальной вариации. На рис. 11 дана реконструкция этой стадии по фронтальным разрезам. Имеется типичная art. hyoidea, снабжающая m. depressor mandibulae и огибающая его, правда, не с латеральной стороны, а с медиальной (подобно веточке этой артерии у Ranidens на рис. 9). В связи с этим она направлена вначале вперед и сближается с челюстной артерией. У внутреннего края мышцы (m. depressor mandibulae) она отдает вперед крупную ветвь, которая по положению и дальнейшему своему распределению является art. orbitalis. Основной ствол гиоидной артерии огибает затем переднюю стенку m. depressor mandibulae, сопровождая в своем течении гиоидную ветвь лицевого нерва. Таким образом, у Pleurodeles сохранились исходные соотношения между гиоидной и орбитальной артериями, имеющиеся у личинок некоторых рыб (в частности, у осетровых и у двоякодышащих) — art. orbitalis представляет переднюю ветвь art. hyoidea.

Однако обычно у Urodela орбитальная артерия получает, как и у большинства рыб, самостоятельный отход от внутренней сонной артерии или (как у рыб) впереди от места отхода (впадения — у рыб) гиоидной артерии или, чаще, полностью занимает ее место. Гиоидная артерия, как таковая, у амфибий в большинстве случаев вовсе не развивается на своем исходном месте, и тогда ее остатком является именно ее производная — орбитальная артерия. Однако, кроме того, от гиоидной артерии остается также ее периферическая часть с типичной областью снабжения, вступающая в состав новой — яремной артерии (art. jugularis), отходящей от системной дуги аорты (рис. 8, справа).

Орбитальная артерия

Как было показано, орбитальная артерия является по происхождению передней ветвью гиоидной артерии. Она получает, однако, у огромного большинства позвоночных значение самостоятельной артерии со своим отходом от внутренней сонной артерии. У наземных позвоночных место ее отхода лежит обычно в области прежнего впадения гиоидной дуги аорты. Она развивается у хвостатых амфибий относительно поздно (рис. 4 — небольшие зачатки, рис. 5 — ничтожный зачаток справа, рис. 6 — их еще нет вовсе). От места отхода непосредственно позади зачатка слуховой косточки она направляется в дорсолатеральном направлении вперед, огибая stapes сзади и сверху (рис. 7) или снизу и спереди (рис. 10). В некоторых случаях у личинок Ranidens орбитальная артерия проходит прямо сквозь зачаток stapes. На стадиях хрящевой закладки в слуховой косточке иногда имеется совершенно ясный канал, по которому проходит эта артерия (рис. 12). Как курьез следует отметить один случай, когда у довольно большой личинки Ranidens (35 мм длины), при наличии в средней части stapes хорошо развитого канала для орбитальной артерии, эта последняя (на одной стороне) проходит не через канал, а огибает передне-дистальную часть stapes (его stilus) спереди.

Дальнейший путь art. orbitalis всегда в высшей степени характерен. Она ложится рядом с головной веной (v. capitis lateralis), сначала под ней, затем латерально от нее, проходит вместе с нею через щель между palatoquadratum и слуховой капсулой черепа (antrum petrosa lateralis,

или cranio-quadrate passage английских авторов) вперед, в область орбиты, где делится непосредственно позади processus ascendens palatoquadrati на артерии, сопровождающие главные ветви выходящего

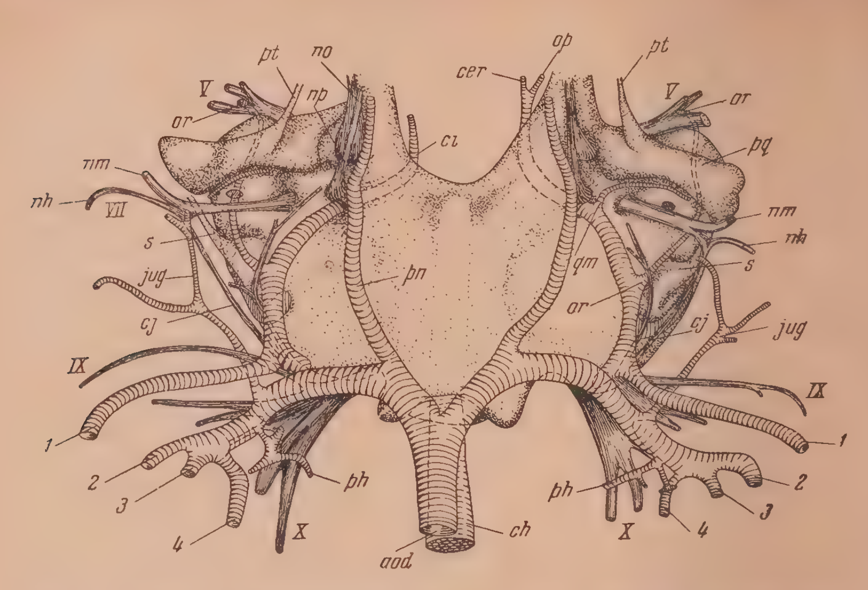


Рис. 10. Реконструкция дорсальных артерий головы личинки Hynobius около 30 мм длиной. Вид с брюшной стороны

cj — комиссура между *VII* и *IX*, *jug* — art. mandibulo-jugularis, *or* — arteria orbitalis, *ph* — art. pharyngea, *pn* — art. palatonasalis, *V* — *X* — головные нервы. Остальные обозначения см. рис. 8

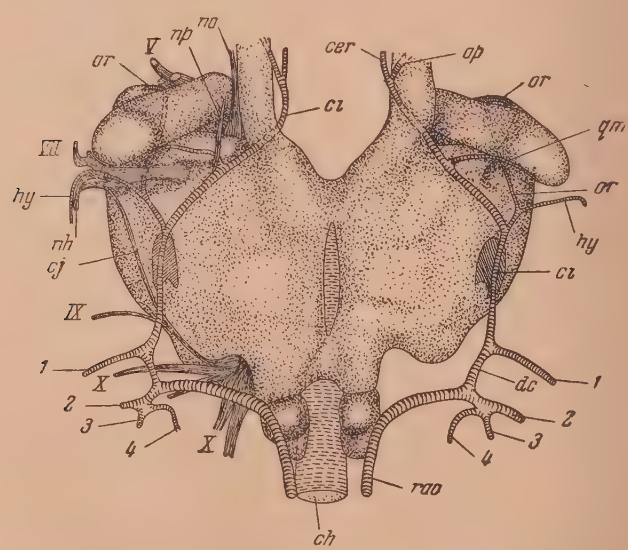


Рис. 11. Реконструкция дорсальных артерий головы личинки Pleurodeles Waltli около 20 мм длиной. Вид с брюшной стороны

cj — комиссура между *VII* и *IX*, *dc* — ductus carotis, *or* — art. orbitalis, *rao* — radix aortae. Остальные обозначения см. рис. 8

здесь же тройничного нерва. Эти артерии снабжают бока головы в области орбит и, в особенности, челюстную мускулатуру. Наиболее

значительна ветвь, сопровождающая n. mandibularis trigemini и проходящая далее к наружной стенке нижней челюсти. Такое распределение ветвей показывает не только гомологию этой артерии с art. orbitalis рыб, о чем мы уже говорили, но и ее гомологию с art. stapedia наземных позвоночных. Именно у ящериц мы находим то же типичное для art. orbitalis рыб разделение art. stapedia на art. supraorbitalis, art.

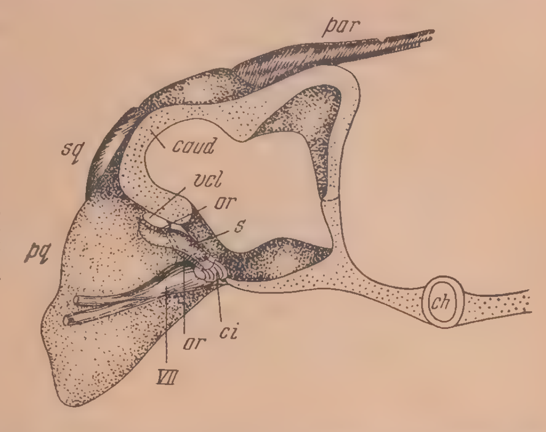


Рис. 12. Реконструкция слуховой области личинки Ranidens 29 мм. Вид сзади

caud — слуховая капсула, *or* — art. orbitalis, *par* — os parietale, *sq* — os squamosum, *s* — stapes· прерывистыми линиями показано прохождение art. orbitalis (a. stapedia) сквозь stapes. Остальные обозначения см. рис. 8

infraorbitalis и art. mandibularis. У крокодилов и низших млекопитающих art. mandibularis вторично теряет связь с art. stapedia и присоединяется к системе наружной сонной артерии.

Таким образом, у личинок хвостатых амфибий сохранились именно примитивные соотношения. Впрочем, и они в дальнейшем развитии меняются, и например, у Amphiuma отход art. orbitalis переносится на art. quadrato-mandibularis в начальном ее течении (Drüner [9]). В других случаях эта артерия исчезает или даже не закладывается вовсе (Plethodontidae, Amblystomatidae, Proteidae). Кровоснабжение соответствующей области переносится тогда на art. quadrato-mandibularis (у неотеничных форм) или art. mandibulo-jugularis. Для нас важно, однако, отметить, что у примитивных амфибий имеется иногда вполне типичная art. stapedia, проходящая даже через канал в слуховой косточке. Напомню, что это же самое наблюдается иногда у гимнофион (Ichthyophis) и известно также для многих стегоцефалов. Указанное расположение, отношение к stapes и дальнейшее ветвление art. stapedia следует признать исходными для всех наземных позвоночных.

Челюстная артерия

Челюстная дуга аорты, мощная на эмбриональных стадиях, редуцируется в своей вентральной части одновременно с развитием наружных жабер молодой личинки. В то же время дорсальная часть челюстной дуги аорты быстро разрастается и становится у молодых личинок самой значительной артерией головы (рис. 13). По своему положению она получила название art. quadrato-mandibularis.

Art. quadrato-mandibularis отходит от внутренней сонной артерии как раз под намечающимся базитрабекулярным сочленением, впереди от выхода лицевого нерва (рис. 5, 8, 10, 11). Она лежит под сочленением рядом (впереди и медиально) с выходом n. palatinus facialis, круто перекрещивает его с дорсальной стороны и направляется под медиальным задним краем квадратного хряща вниз к челюстному суставу. Таким образом, небная ветвь лицевого нерва проходит вниз и вперед, перекидываясь вентрально через петлю, образованную расходящимися под острым углом art. carotis interna и art. quadrato-mandibularis (рис. 5,

8, 11). Такое отношение небного нерва к челюстной артерии в высшей степени характерно для рыб (Polypterus, Acipenser, Lepidosteus, Amia, Ceratodus, см. Шмальгаузен [7], рис. 5) и сохраняется даже в тех случаях, когда выход n. palatinus выносится далеко вперед. У осетровых рыб выносящая (из ложножабры) челюстная артерия вытягивается вдоль

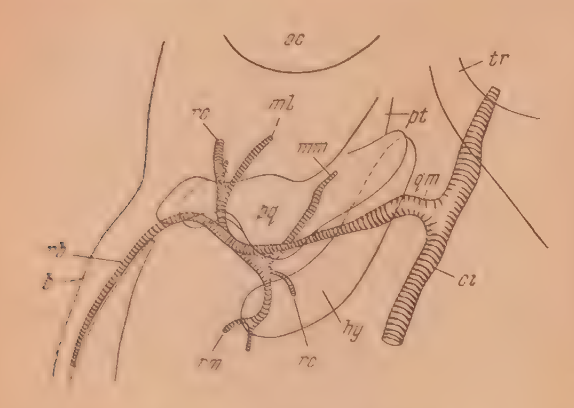


Рис. 13. Реконструкция челюстной артерии личинки Hynobius около 15 мм длиной. Вид с дорсальной стороны

b — балансер, *ci* — внутренняя сонная артерия, *hy* — контур гиоида, *ml* — art. mandibularis lateralis, *mm* — art. mandibularis medialis, *oc* — край глаза, *pq* — контур небноквадратного хряща, *pt* — его птеригоидный отросток, *qm* — art. quadrato mandibularis, *rb* — ramus balanceri, *rc* — кожные ветви, *rm* — мускульная ветвь, *tr* — контур трабекул черепа

внутренней сонной артерии вперед до выхода небного нерва, огибает его спереди и затем лишь впадает в сонную артерию. Петля, образованная лежащими параллельно челюстной и сонной артериями, занимает в длину добрую треть основания всего черепа. У Lepidosteus, наоборот, небный нерв после выхода из черепа направляется назад до места соединения челюстной и сонной артерии, перекидывается вентрально через указанную петлю и лишь после этого направляется вперед. Это типичное соотношение сохраняется у амфибий и доказывает с полной убедительностью гомологию art. quadrato-mandibularis амфибий и art. mandibularis efferens рыб.

В тех случаях, когда имеется заметная масса эпителиальных клеток, соответствующих остаткам брызгальца (барабанной полости и провизорной передней закладки зобной железы), челюстная артерия проходит непосредственно у переднего ее края, между ней и небно-квадратным хрящом (клеточная масса брызгальца отмечена штриховкой на рис. 4, 5, 8, 10). В нижней части palatoquadratum челюстная артерия, как и ранее челюстная артериальная дуга (рис. 2, 3), отдает значительную ветвь в балансер (рис. 13). Балансер почти полностью заполняется двумя продольными сосудами — указанной артерией и веной, впадающей в подглазничную вену. Очевидно, известная упругость этого органа поддерживается именно кровяным давлением в его сосудах. Основной ствол челюстной артерии проходит здесь между задней стенкой небно-квадратного хряща и мышцей, опускающей нижнюю челюсть (musculus depressor mandibulae VII) к челюстному суставу, где отдает несколько ветвей (рис. 13),— назад, к указанной мышце, небольшие ветви к концу гиоида и к коже гиомандибулярной складки, а также к вентральной мускулатуре; значительная ветвь идет далее вдоль внутреннего края нижней челюсти (art. mandibularis medialis), небольшая ветвь отходит латерально к коже, и еще одна ветвь огибает челюстной сустав и ложится вдоль наружного края нижней челюсти (art. mandibularis lateralis.)

Эта артерия, столь мощная у молодых личинок, редуцируется, однако, по мере развития новой артерии — art. jugularis, которая не только берет на себя область распространения прежней гиоидной артерии, разрастаясь от m. depressor mandibulae вперед в область челюстей, соединяется с системой челюстной артерии и полностью ее заменяет. Редукция

челюстной артерии хорошо видна на рис. 10, где у личинки Hynobius слева (на рисунке справа) имеется еще, хотя и небольшая, челюстная артерия, прерывающаяся на уровне нижней половины palatoquadratum, а справа (на рисунке слева) имеется только ее рудимент, утерявший прежнюю связь с сонной артерией, и, следовательно, уже не функционирующий. Яремная артерия (art. jugularis) развивается у личинок Ranidens около 25 мм длиной. Тогда же начинается редукция челюстной артерии (рис. 8), и кровоснабжение ее области переходит к соединившейся с ней яремной артерии, которую с этого времени следует называть яремно-челюстной артерией (art. mandibulo-jugularis, рис. 10). Эта артерия уже описана как артерия, характерная для взрослых саламандр и плетодонтид. По литературным данным, она замещает у плетодонтид (McMullen [12]) челюстную артерию во время метаморфоза. У Hynobiidae это происходит во всяком случае задолго до метаморфоза, иногда у совсем молодых личинок. Обычно связь устанавливается сразу с системной дугой аорты (рис. 8, справа). Предварительное соединение гиоидной и челюстной артерий (рис. 8, слева и рис. 9) наблюдается лишь в виде исключения.

Наличие хорошо развитой челюстной артерии у личинок амфибий является примитивным признаком, отличающим амфибий от высших позвоночных, у которых кровоснабжение челюстей переносится на наружную сонную артерию.

Яремно-челюстная артерия

Arteria mandibulo-jugularis отходит от второй жаберной, т. е. системной дуги аорты, перекрещивает дорсолатерально первую, т. е. сонную, дугу латерально от ductus caroticus, направляется вперед (рис. 10) и входит в промежуток между зобной железой и мышцей, опускающей нижнюю челюсть. Она снабжает эту мышцу, отдает ветвь, идущую по наружной стороне мышцы вниз к вентральной мускулатуре, проходит затем сквозь мышцу (между ее поверхностной и глубокой порциями) вперед до места перегиба гиомандибулярного нерва вниз, у конца связки, идущей от stapes к quadratum (и squamosum). Далее яремно-челюстная артерия идет вниз по задней стенке небноквадратного хряща вместе с мандибулярным нервом к челюстному суставу. Главная ее ветвь проходит по нижневнутреннему краю нижней челюсти (art. mandibularis medialis), менее значительная — вдоль ее наружной поверхности (art. mandibularis lateralis).

Яремно-челюстная артерия развивается, как мы видели, первоначально на базе периферической части гиоидной артерии, которая получает новое соединение с системной дугой аорты посредством продольного анастомоза и теряет первоначальную связь с внутренней сонной артерией (рис. 8). Развивавшаяся таким образом яремная артерия соединяется у переднего края musc. depressor mandibulae с челюстной артерией и замещает ее, принимая на себя всю ее периферическую часть.

Эта область кровоснабжения получает у молодой личинки чисто артериальную кровь из внутренней сонной артерии, а позднее, с развитием яремно-челюстной артерии,— такую же кровь из второй выносящей жаберной артерии. Однако после метаморфоза системная дуга аорты, а следовательно, и яремно-челюстная артерия получают только смешанную артериально-венозную кровь. Так как эта артерия полностью развивается в конце личиночной жизни (у Plethodontidae именно во время метаморфоза), то это, очевидно, связывается с условиями наземной жизни амфибий. Это подтверждается также отсутствием этой артерии у форм, живущих постоянно в воде.

Кровообращение головы взрослых наземных амфибий как результат своеобразной специализации

У амфибий, ведущих типично амфибиотический образ жизни и проводящих значительную часть времени на суше, имеется, как известно, не жаберное, а легочное дыхание. Однако оно само по себе оказывается, очевидно, недостаточным и у современных амфибий, обладающих голой кожей, всегда дополняется кожным дыханием. Кроме этого, у хвостатых амфибий большую роль в дыхательном газообмене играет и сильно васкулизированная слизистая оболочка ротовой полости, глотки (рис. 14) и даже пищевода (Salamandridae, Plethodontidae). Так как у малых тел внешняя поверхность относительно более значительна, то роль

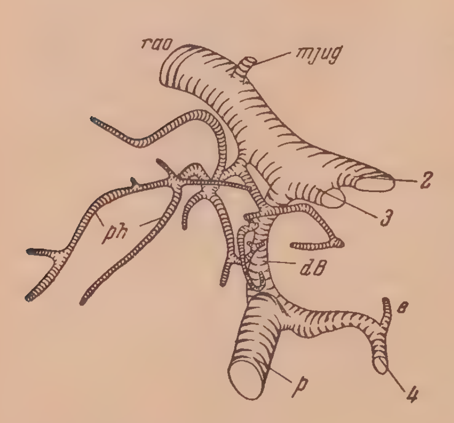


Рис. 14. Реконструкция глоточной артерии личинки Hynobius около 30 мм. Вид с брюшной стороны

dB — боталлов проток, *mjug* — отход art. mandibulo jugularis, *p* — легочная артерия, *ph* — глоточная артерия, *rao* — radix aortae, 2 — 4 — артериальны дуги

кожного дыхания увеличивается у небольших амфибий. Легкие при этом иногда совсем редуцируются (Salamandrina perspicillata, Plethodontidae).

Кожные артерии головы, несущие чисто артериальную кровь из сонных артерий, конечно, не могут принимать участие в кожном дыхани. В этом случае вся поверхность головы остается в этих целях неисполь зованной. Однако некоторые артерии, несущие смешанную кровь из си стемной дуги вперед, в голову, могут участвовать в дыхании. Такова например, затылочная артерия, остающаяся у хвостатых амфиби относительно небольшой. Но вместе с ней (или непосредственно рядо с ней) у более поздних личинок развивается небная артерия, которая к времени метаморфоза достигает большой мощности (рис. 10, art. palato nasalis). Эта артерия обильно снабжает слизистую оболочку ротово полости, которая у хвостатых амфибий играет выдающуюся роль в ды хании (после метаморфоза).

Кожные ветви имеются у art. hyoidea и, в особенности, у art. qua rato-mandibularis (рис. 13). Однако пока они получают артериальну кровь из сонной артерии, они, очевидно, в дыхании участвовать не м гут. Но вот у Urodela развивается продольный анастомоз, связывающи гиоидную артерию, а затем и челюстную артерию с системной дуг аорты. Из последней в область боков головы направляется теперь см шанная кровь, которая в коже может быть полнее окислена. Таким о разом, область кровоснабжения самой значительной артерии голо включается в процесс кожного дыхания.

Что art. mandibulo-jugularis развилась из продольного анастомоз связавшего челюстную и гиоидную артерии с системной дугой аорт видно из того, что у Amphium она и является по существу анастомоз

между сохранившейся еще art. quadrato-mandibularis и другой аорты (Drüner [9]. Art. mandibulo-jugularis является, таким образом, своеобразным коллектором, собравшим кожные сосуды боков головы и связавшим их с системной дугой аорты. Таким образом, кожные сосуды головы включаются в обслуживание дыхательной системы. У Plethodontidae, у которых легкие редуцированы и кожно-ротовое дыхание полностью удовлетворяет потребность организма в кислороде, разрослись и кожные ветви яремно-челюстной артерии. Совместно с этой артерией отходят у взрослых животных артерия к пищеводу и крупные ветви — к коже. В области челюстей она также дает более значительные кожные ветви. У саламандр к пищеводу отходят также ветви от легочной артерии. Эти ветви получают почти чисто венозную кровь, которая окисляется в слизистой оболочке глотки и пищевода. У Salamandrina perspicillata с редукцией легких легочная артерия несет всю свою кровь именно к слизистой оболочке глотки и пищевода.

Преобразование личиночных сосудов, унаследованных от рыбообразных предков амфибий, гиоидной и челюстной артерий, связываются, следовательно, с приспособлением современных амфибий, обладающих голой, постоянно увлажняемой кожей, к жизни на суше, в условиях относительно влажного воздуха, когда кожное дыхание получало все возрастающее значение. Основной артерией, обслуживающей это дыха-

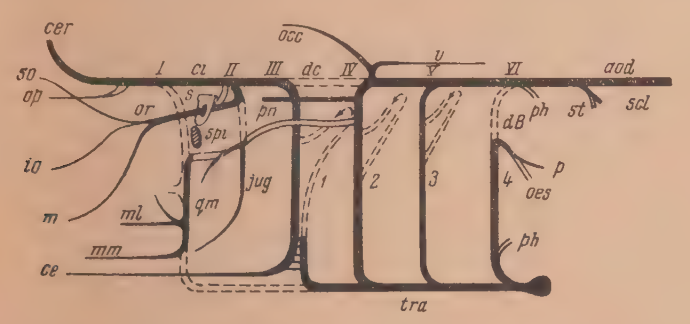


Рис. 15. Общая схема артериальных сосудов головы Urodela; прерывистыми линиями обозначены провизорные личиночные сосуды, контурами (с просветом) обозначены вторичные сосуды

aod — спинная аорта, *ce*, *ci* — art. carotis externa, art. carotis interna, *cer* — art. cerebralis, *dc* — *dB* — ductus caroticus, d. Botallii, *jug* — art. jugularis (art. hyoidea), *io*, *m*, *so* — подглазничная, челюстная и надглазничная ветви орбитальной артерии, *occ* — затылочная артерия, *oes* — art. oesophagea, *op* — art. ophthalmica, *or* — art. orbitalis (art. stapedia), *p* — легочная артерия, *ph* — глоточная артерия, *pn* — art. palatonasalis, *qm* — art. quadrato-mandibularis, *s* — stapes, *scl* — art. subclavia, *spi* — остатки брызгальца, *st* — art. sternalis, *tra* — ствол брюшной аорты, *v* — позвоночная артерия, *mm* — art. mandibularis medialis, *ml* — art. mandibularis lateralis, *1*—*4* — жаберные артериальные дуги, *I* — *VI* — дуги аорты

ние в области головы, и является у хвостатых амфибий большая яремно-челюстная артерия, снабжающая кожу боков головы и области челюстей и представляющая именно результат этого преобразования. К этому присоединяется еще лишь небольшая затылочная артерия. Кроме кожного дыхания, имеется, однако, еще рото-глоточное дыхание, обслуживаемое большой art. palatonasalis, снабжающей слизистую оболочку ротовой полости, небольшими art. pharyngeae, идущими к стенкам глотки (рис. 14), и art. oesophagea (рис. 15), распределяющейся в стенках пищевода. В некоторых случаях легочное дыхание полностью заменяется рото-глоточным.

Наиболее глубокие преобразования артериальной системы связаны именно с развитием кожного дыхания. У бесхвостых амфибий эти преобразования идут еще много дальше, чем у хвостатых. Весьма сильно разрастается затылочная артерия, захватывающая всю верхнюю часть

головы, включая височную область, область орбит (замещая art. orbitalis) и носовую область. Она связывается анастомозом с системой легочно-кожной артерии в области челюстных ветвей. С другой стороны, яремно-челюстная артерия переносит свой отход еще далее назад до легочной (четвертой жаберной) дуги и оказывается значительной частью новой большой кожной артерии (art. cutanea magna) получающей почти чисто венозную кровь. Значение яремно-челюстных артерий в процессе дыхания в результате этого существенно увеличивается. Таким образом завершается тот путь своеобразной специализации, который начинается среди хвостатых амфибий, ведущих более или менее наземный образ жизни.

Артериальная система головы водных амфибий

Из хвостатых амфибий, живущих постоянно в воде, наименее измененной является Cryptobranchus (Megalobatrachus) japonicus, который по своей организации принадлежит к наиболее примитивным амфибиям и вместе с тем весьма близок к Hynobiidae. Артериальная системы головы у взрослого Cryptobranchus сходна с артериальной системой Hynobiidae и Salamandridae (Drüner [9]). У Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis, который обнаруживает многие признаки незавершенного метаморфоза, артериальная система сходна с личиночной системой Salamandridae (Drüner [9]). Интересна артериальная система головы у Amphiuma tridactylum. У нее (Drüner), с одной стороны, сохраняется типичная личиночная art. quadrato-mandibularis, снабжающая, между прочим, musculus depressor mandibulae, а с другой стороны — имеется продольный анастомоз, связывающий ее с системной дугой аорты и отдающий от себя ветви к вентральной гиоидной мукулатуре, соответствующие ветвям art. jugularis (и, следовательно, a hyoidea). Этот анастомоз представляет собой след прежней наземной жизни, когда роль кожного дыхания была весьма существенна, т. е. остаток art. mandibulo-jugularis (Amphima, как показывает ее яйцекладка на суше, лишь недавно перешла к водной жизни от вполне наземной, подобной жизни Plethodon).

При более полном приспособлении к постоянной жизни в воде метаморфоза нет вовсе и животное сохраняет свои личиночные наружные жабры, а следовательно, и жаберное кровообращение на всю жизнь (Sirenidae и Proteidae). В этих случаях преобладающее значение получает вновь art. quadrato-mandibularis в ее первоначальном личиночном виде. Другие ветви сонной артерии, развивающиеся обычно позднее — art. hyoidea и ее производная — art. orbitalis (a. stapedia), не развиваются вовсе. Art. palatonasalis, обслуживающая ротовое дыхание наземных форм, также редуцируется. Подобное личиночное кровоснабжение головы имеется и у аксолотля. Оно сохраняется, однако, и у взрослых амблистом после метаморфоза. Как аксолотль, так и амблистома обладают типичной art. quadrato-mandibularis. У них вовсе не развивается ни гиоидная артерия, ни ее производные art. orbitalis и art. jugularis. С другой стороны, имеется хорошо развитая art. palatonasalis. Таким образом, у амблистом наблюдаются хорошо выраженные явления неотении — даже после метаморфоза они сохраняют некоторые личиночные признаки.

Явления неотении в большей или меньшей мере захватывают всех хвостатых амфибий. Они еще мало выражены в артериальной системе Hynobiidae, Salamandridae и Plethodontidae, заметны у Cryptobranchiidae и особенно Amphiumidae. Однако они ясно выражены у Amblystomidae и достигают максимальной степени у Proteidae и Sirenidae. В основном они связаны со вторичным возвратом к постоянной жизни в воде, с сохранением личиночного дыхания посредством наружных жабер и с

соответствующими изменениями в кровообращении. Вся система спинной аорты, а следовательно, и кожные сосуды получают окисленную в жабрах кровь. Это обстоятельство устраняет необходимость кожного и (легочного) дыхания.

В результате артериальная система головы у водных амфибий оказывается значительно упрощенной. Она сводится главным образом к сосудам, развивающимся нормально у самых молодых личинок в связи с сонными артериями, и прежде всего к системе челюстной артерии (art. quadrato-mandibularis), снабжающей в этих случаях не только всю челюстную мускулатуру, челюсти и кожу, но и значительную часть гиоидной и даже дорсальные отделы жаберной мускулатуры.

Об артериях головы стегоцефалов

Изучение артериальной системы головы современных Urodela дает нам возможность внести некоторые поправки в имеющиеся уже попытки реставрировать кровеносную систему стегоцефалов. Так, реставрацию артерий головы Lyrocephalus euri, сделанную Севе-Сёдербергом (Säve-Söderbergh [14]), можно признать в общем удачной попыткой восстановить основные ветви внутренней сонной артерии. Вряд ли, однако, art. infraorbitalis (art. maxillaris) достигала такой мощности и такого распространения, как это показано на рисунке. С другой стороны, совершенно выпала несомненно имевшаяся art. mandibulo-jugularis. Эта последняя хорошо восстановлена в своих основных ветвях Быстровым и Ефремовым [2] для Benthosuchus sushkini (под названием art. quadrato-mandibularis). Она, очевидно, отходила, как и у современных Urodela (Salamandridae, Hynobiidae и др.), от второй артериальной дуги (а не от art. carotis interna, как art. quadrato-mandibularis аксолотля). Выходящая из черепа в глазницу ветвь внутренней сонной артерии, обозначенная Быстровым [1] как art. orbitalis и Быстровым и Ефремовым [2] как ramus palatinus, занимает в точности положение art. ophthalmica современных Urodela. Она не могла быть небной ветвью, так как небо снабжалось смешанной кровью из мощной art. palatonasalis, обслуживавшей небное дыхание. Одновременное наличие небной ветви, несущей чисто артериальную кровь, функционально не оправдано. Что же касается art. orbitalis, то она была, несомненно, представлена в виде art. stapedia, которая далее выходила в глазницу (как и у Lyrocephalus). В отношении неотеничной формы Dvinosaurus Быстровым была избрана для сравнения личиночная артериальная система аксолотля, и это привело, несомненно, к правильным результатам, за одним исключением. Мощная art. palatonasalis развивается у Urodela только в конце личиночной жизни, так как она обслуживает небное дыхание взрослой, наземной формы. У неотеничных форм, дышащих жабрами, она теряет свою функцию (и не может ее выполнять, так как снабжается артериальной кровью) и редуцируется. Поэтому у Dvinosaurus могла быть лишь ничтожная art. palatonasalis, которая и не оставила никаких следов на костях дна черепа (парасфеноиде и птеригоиде). У стегоцефалов, дышавших атмосферным воздухом, art. palatonasalis была хорошо развита и оставила на костях ясные борозды, как у Benthosuchus по Быстрову и Ефремову и у Lyrocephalus и Aphaneramma по Севе-Сёдербергу. Нужно думать, что небно-глоточное дыхание играло у стегоцефалов не меньшую роль, чем у современных Urodela.

Выводы

В онтогенезе артериальной системы головы хвостатых амфибий характерно раннее и полное развитие челюстной дуги аорты и недоразвитие гиоидной дуги, которая в своей вентральной части вовсе не развивается,

а в дорсальной сильно запаздывает. Как и у рыб, рано исчезает вентральный приносящий отдел челюстной дуги. Дорсальный отдел челюстной артериальной дуги, вполне гомологичный по развитию и положению выносящей челюстной артерии рыб (art. mandibularis efferens), получает у амфибий (в отличие от высших позвоночных) мощное развитие, образуя характерную для молодых личинок (и неотеничных амфибий) art. quadrato-mandibularis. Дорсальный отдел гиоидной артериальной дуги, гомологичный по развитию и положению выносящей гиоидной артерии рыб (art. hyoidae efferens, art. opercularis), запаздывает в своей закладке, но все же иногда типично формируется, снабжает гиоидную мускулатуру и дает от себя крупную ветвь, несомненно гомологичную art. orbitalis рыб и art. stapedia высших позвоночных. Как и у рыб, орбитальная артерия получает обычно значение самостоятельной артерии, отходящей непосредственно от внутренней сонной артерии, и снабжает глазничную область и челюстную мускулатуру. Гиоидная артерия соединяется позднее анастомозом с челюстной артерией (быть может, эта связь является остатком анастомоза, идущего у рыб к ложножабре?).

Во всем изложенном выражается примитивность амфибий, приспособленность их личинок к воде и жаберному дыханию и вместе с тем общность исходных структур у всех челюстных позвоночных (см. схему на рис. 15).

Однако в дальнейших преобразованиях находит свое выражение приспособление амфибий к специфическим условиям жизни взрослых животных на суше, при недостаточном развитии легких. Голая кожа, поддерживаемая во влажном состоянии деятельностью желез и жизнью в достаточно влажном воздухе, создает условия для развития дополнительного небно-глоточного и кожного дыхания. Кожа головы не может эффективно участвовать в этом дыхании, пока она снабжается чисто артериальной кровью из системы сонных артерий. Поэтому вперед, в голову разрастаются артерии, несущие смешанную артериально-венозную кровь из системных дуг аорты. Таковыми являются, в первую очередь, art. palatonasalis (снабжающая слизистую оболочку ротовой полости), art. pharyngeae и art. oesophagea (к глотке и пищеводу) и art. occipitalis (к коже спинной части головы), а затем большая артерия, вторично растущая от дуги аорты, соединяющаяся с ветвями art. hyoidea, а через это и далее, с art. quadrato-mandibularis. Эта артерия имеет вид продольного анастомоза, превращающегося в основной ствол art. mandibulo-jugularis (рис. 15). Как гиоидная, так и челюстная артерии теряют при этом свою непосредственную связь с сонными артериями. Art. mandibulo-jugularis оказывается в роли коллектора, объединяющего кожные сосуды боков головы (рис. 15). Из хвостатых амфибий этот процесс прошел далее всего у наиболее наземных форм семейства Plethodontidae. Однако у бесхвостых амфибий, особенно у лягушек, объединение кожных сосудов в один коллектор продвинулось еще дальше, art. mandibulo-jugularis соединилась с объединенной кожной артерией туловища, и отход этого коллектора переместился тем самым еще далее назад — на легочную дугу аорты. В то время как у хвостатых амфибий кожные артерии головы получают смешанную кровь, у бесхвостых они снабжаются венозной кровью и, следовательно, могут работать с наибольшей эффективностью.

Указанная специализация связана с наземно-воздушной жизнью амфибий. При возврате к постоянной жизни в воде эта специализация теряется, как утратившая свое функциональное значение. У постоянно жаберных амфибий на всю жизнь сохраняется примитивное кровоснабжение молодых личинок, которое, однако, еще более упрощается вследствие недоразвития (теряются art. hyoidea и ее производная art. orbitalis). В первом выражается частичная обратимость и во втором — действительная необратимость процессов эволюции.

Литература

1. Быстров А. П. Blutgefässsystem der Labyrinthodonten, Acta Zoologica, 20, 1939. — 2. Быстров А. П. и Ефремов И. А., Benthosuchus Sushkini Efr. Лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги, Тр. Палеонтол. ин-та, 10, 1940. — 3. Крыжановский С. Г., Органы дыхания личинок рыб, Тр. Лабор. эвол. морф. АН СССР, 1, 1933. — 4. Шмальгаузен И. И., Die Entwicklung des Extremitätenskelettes der Salamandrella Kayserlingii, Anat. Anz., 37, 1910. — 5. Шмальгаузен И. И., О конечностях Ranidens sibiricus Kessl., Русск. зоол. журн., 2, 1917. — 6. Шмальгаузен И. И., Der Suspensorialapparat der Fische u. d. Problem der Gehörknöchelchen, Anat. Anz., 56, 1923. — 7. Шмальгаузен И. И., Значение функции в преобразовании доральных отделов висцерального аппарата при переходе от рыб к наземным позвоночным, Зоол. журн., 30, 1951. — 8. Boas J. E. V., Ueber den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien, Morph. Jahrb., 7, 1882. — 9. Drüner L., Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen I, II, Zool. Jahrb. Anat., 15, 19, 1902, 1904. — 10. Greil A., Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefässsystems von Ceratodus Forsteri, Semon, Zool. Forsch.-Reisen, I. Ceratodus, Denkschr. Med. Nat. Ges., Jena, IV, 1913. — 11. Maurer F., Die Kiemen u. ihre Gefässe bei anuren und urodelen Amphibien etc., Morph. Jahrb., 14, 1888. — 12. McMullen E. C., The morphology of the aortic arches in four genera of plethodontid salamanders, J. Morph., 62, 1938. — 13. Noble G. K., The value of life history data in the study of the evolution of the Amphibia, Annals New York Acad. Sc., 1927. — 14. Säve-Söderbergh G., On the morphology of triassic stegocephalians from Spitzbergen etc., Kungl. Svenska Veteskapsakademiens Handlingar, III Ser., Bd. 16, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ПОЛОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В СКОРОСТИ РЕГЕНЕРАЦИИ У ТРИТОНА

Л. Н. ЖИНКИН

Кафедра зоологии и дарвинизма Ленинградского государственного педагогического института им. Герцена

В литературе имеется большое количество указаний на различную чувствительность самцов и самок к внешним неблагоприятным воздействиям. Однако этот вопрос до недавнего времени не ставился как самостоятельная проблема. Между тем широкое распространение этого явления указывает на его общебиологическое значение.

Начиная с 1943 г. П. Г. Светловым, а затем и его сотрудниками публикуется серия работ по изучению дифференциальной чувствительности самцов и самок. Эти работы идут в двух направлениях: с одной стороны расширяется круг объектов, у которых констатировано указанное различие, с другой стороны ведутся исследования, выявляющие причины и момент возникновения обнаруженных различий в онтогенезе. Уже в первых исследованиях П. Светловым было высказано предположение, что различие в чувствительности к внешним воздействиям самцов и самок зависит от различий в тканевой чувствительности. В настоящее время различие в тканевой чувствительности показано для имагинальных дисков бабочки Dasychira (Светлов и Чекановская [9]), гиподермы циклопов (Светлов и Иванова [18]), десцеметова эпителия и ушного хряща белых мышей (Левин [3]) и мерцательного эпителия у Dinophilus (Короткова и Шиффер [2]).

На основании этих исследований можно предположить, что половые различия относятся не только к анатомическим особенностям и физиологическим аппаратам, учитываемым обычно в качестве признаков пола. Если физиологические, половые различия простираются на ткани взрослого организма, то можно ожидать их проявления и при морфогенетических процессах. Наиболее удобным для первоначальной ориентировки в этом вопросе является изучение процесса регенерации, как сложного морфогенетического процесса, совершающегося за счет тканей взрослого организма. С этой целью и были поставлены опыты по изучению скорости регенерации у самцов и самок тритона (Triturus vulgaris). Конечно, как во всяком сложном процессе, мы могли учесть только суммарный эффект, не связывая его с какой-либо тканью в отдельности. Но ввиду полного отсутствия литературных данных по половым различиям в темпах регенерации прежде всего было необходимо выяснить именно этот суммарный эффект, т. е. определить, имеются ли половые различия в скорости регенерации или они отсутствуют.

Прежде чем излагать данные по регенерации остановимся на вопросе об общей стойкости самцов и самок тритона к повреждающим агентам, так как до сих пор по этому вопросу ничего не было известно. Наблюдения по организменной чувствительности проводились как на регенерирующих тритонах, так и в специально поставленных сериях опытов

Таким образом, динамика вымирания самцов и самок наблюдалась в ряде опытов: 1) в сериях опытов по регенерации, поставленных в 1948 и 1949 гг., 2) в опытах с голоданием, в которых изучалась потеря веса, и наконец, 3) в специально поставленных двух сериях опытов с голоданием, в которых учитывалась гибель самцов и самок. Все эти наблюдения дали вполне однозначный результат: самцы в указанных опытах оказались менее стойкими, чем самки. Правда, в условиях аквариального содержания по 50 штук в одной банке действует не только голод, но и ряд других неблагоприятных факторов, и прежде всего скученность, т. е. в условиях опыта создается комплекс неблагоприятных факторов, под влиянием которых происходит вымирание. Тритоны довольно долго переносят голод в аквариальных условиях и, как показали предварительные наблюдения, начинают вымирать в массовых количествах только через 40—50 дней после начала опыта.

В специально поставленных опытах по динамике вымирания было взято в одной серии 100 и в другой 50 пар тритонов. Кроме того, вымирание наблюдалось на 150 парах тритонов, послуживших для регенерации, и на 75 парах, послуживших для наблюдения за потерей веса. Так как все эти серии дали однозначный результат, я опишу только одну серию, поставленную в 1949 г. на 100 парах тритонов.

Тритоны содержались по 50 штук в аквариальной банке; вода ежедневно сменялась, и ежедневно отмечалось количество погибших самцов и самок. Для опыта взяты были тритоны, уже находившиеся в лабораторных условиях и голодавшие в течение полутора месяцев. Ход вымирания представлен графически на рис. 1. Как видно из рассмотрения кривых, самцы вымирают значительно быстрее: к 40-му дню почти все самцы вымерли, в то время как самок осталось около 30%. К 55-му дню, т. е. к концу опыта, все самцы вымерли, в то время как осталось еще пять самок. Вычисленная статистически средняя продолжительность жизни самок равна в опыте 29,92 дня, средняя продолжительность жизни самцов — 20,39 дня. Разность $M♀ — M♂ = 9{,}53$ дня. Статистическая достоверность разности не вызывает сомнений, так как утроенная ошибка разности $3\ m.\ diff = 0{,}58$. Во второй серии опытов разница в продолжительности жизни самцов и самок оказалась большей: $M♀ = 39{,}16$ дня, $M♂ = 20{,}12$ дня. Разность в продолжительности жизни, таким образом, оказалась равной 19,4 дня и статистически вполне достоверной: $3\ m.\ diff. = 0{,}7$. Эти наблюдения показывают, что дифференциальная чувствительность самцов и самок тритонов, прослеженная на целых организмах, выражена очень отчетливо. При этом установленная на ряде других животных закономерность, указывающая на бóльшую стойкость самок к неблагоприятным факторам по сравнению с самцами, подтверждается здесь в полной мере.

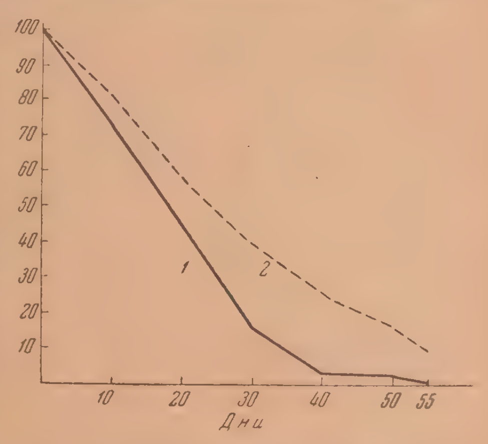


Рис. 1. Кривые скорости вымирания самцов и самок Triturus vulgaris при голодании

1 — самцы, *2* — самки; на оси абсцисс отложено время, на оси ординат — количество живых особей

При наблюдениях за ходом вымирания самцов и самок было обращено внимание на более быстрое уменьшение размеров самцов по сравнению с самками. Чтобы точно проверить это наблюдение, были поставлены три серии опытов с взвешиванием голодающих самцов и самок.

Взвешивание производилось через каждые две недели, причем тритоны перед взвешиванием слегка подсушивались на фильтровальной бумаге. Всего было поставлено три серии по 25 пар в каждой. Для каждой серии подбирались самцы и самки, имеющие приблизительно одинаковый вес. Начальный вес тритонов колебался от 1,6 до 1,5 г. Потерю веса наиболее хорошо отражают не абсолютные цифры, а процент к начальному (до опыта) весу. Все три серии опытов дали довольно однозначный результат, так как во всех случаях за определенный период времени, т. е. за две недели, самцы потеряли значительно больше, чем самки (табл. 1). В серии I эта разница оказалась выраженной несколько меньше, чем в двух других.

Таблица 1

Потеря веса у самцов и самок Triturus vulgaris при голодании

Серия	Показатели	Исходные данные		Через 15 дней		30 дней		45 дней		60 дней		75 дней	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
I	Число особей	25	25	25	24	25	24	25	24	25	22	2	14
	Средний вес в г	1,63	1,62	1,17	1,19	0,93	0,97	0,80	0,84	0,67	0,72	0,62	0,64
	Вес в %	100	100	71,7	73,5	57,2	59,8	48,9	51,8	41,4	44,7	38,0	39,5
II	Число особей	25	25	24	19	24	19	24	19	3	19		
	Средний вес в г	1,57	1,58	1,03	1,23	0,79	1,06	0,67	0,96	0,62	0,85		
	Вес в %	100	100	65,5	77,7	50,8	67,0	42,8	61,0	39,4	53,5		
III	Число особей	25	25	25	21	25	20	24	20	3	18		
	Средний вес в г	1,59	1,58	1,07	1,26	0,82	1,03	0,68	0,94	0,60	0,82		
	Вес в %	100	100	67,6	80,1	51,4	65,2	42,9	59,4	37,6	51,9		

При просмотре цифр, приведенных в табл. 1, обращает на себя внимание динамика вымирания, связанная с определенной потерей веса. В первой серии к 60 дням после начала опыта самцы достигли 41,4% начального веса, а самки 44,7%, причем самцов к этому времени сохранилось 25 штук, а самок 22. Еще через 15 дней, т. е. через 75 дней после начала опыта, осталось только два самца, имевших 38% исходного веса, и 14 самок, имевших 39,5% веса. Та же зависимость между вымиранием и потерей веса наблюдается и в двух других сериях. Достигая около 40% исходного веса, тритоны начинают интенсивно вымирать, т. е. потеря около 60% живого веса является летальной. Вследствие различного уровня обмена веществ самцы достигают минимального веса скорее, чем самки, что особенно хорошо видно из данных II и III серий опытов; по этой причине самцы и вымирают скорее самок. Следовательно, эти опыты, хотя и в очень приближенной форме, указывают на связь между резистентностью и обменом веществ всего организма в целом.

Для учета скорости регенерации были выбраны два органа — конечность и хвост. Опыты проводились весной сразу же после периода размножения и продолжались значительную часть лета. Ампутация произ

водилась одновременно на каждом тритоне, так что один и тот же тритон служил для наблюдений за восстановлением хвоста и конечности. Всего было поставлено две серии опытов весной 1948 г. на 50 парах и в 1949 г. на 100 парах. Наблюдения за регенерацией хвоста и конечности для удобства будут изложены отдельно. Хвост ампутировался приблизительно на одну треть; через 10 дней после операции производились измерения и продолжались далее через каждые 5 дней. Измерялась только длина регенерата. Измерение производилось на миллиметровой пластинке под 10-кратной лупой. Для контроля ряд стадий регенерации был зафиксирован и изготовлены микроскопические препараты. Граница регенерата всегда хорошо видна, и установление длины регенерата не представляло особенных затруднений. Следует отметить, что на ранних стадиях регенерации, благодаря процессам дедифференцировки тканей остатка органа, граница регенерата может несколько измениться; на стадии 10 дней регенерата еще нет, так как рана недавно эпителизировалась и под эпителием скопляется небольшое количество соединительнотканных элементов, главным образом гематогенного происхождения. Далее уже начинается пролиферация клеток и образование бластемы. Внешне это выражается в меньшей красноте регенерата и образовании выступа на эпителизированной поверхности раны. На последующих стадиях регенерат удлиняется; начинается дифференцировка тканей и одновременный интенсивный рост регенерата в длину. Опыты 1948 и 1949 гг. дали несколько различные результаты, так как в 1948 г. тритоны во время опыта не кормились совсем, почему их и придется описать отдельно. В табл. 2 приведены средние размеры длины регенерата хвоста в миллиметрах в сроки от 10 до 50 дней после ампутации.

Таблица 2

Скорость регенерации хвоста у Triturus vulgaris в опытах 1948 г.

Пол	Дни								
	10	15	20	25	30	35	40	45	50
♂	0,79	0.92	1,73	2,44	3,42	4,23	4,81	5,10	5,26
♀	0,74	0,87	1.33	2.27	3,35	4.52	5.36	6.01	6,31

Как видно из цифр табл. 2, в первые 15 дней регенерат вырастает очень немного и собственно интенсивный рост начинается после 15 дней. На начальных этапах регенерации размеры регенерата самца немного превышают таковые самок; к 20-му дню эта разница становится уже хорошо заметной. Рост регенерата хвоста самцов и самок тритона хорошо отражают кривые рис. 2. Как видно из кривых и приведенных цифр, размер регенерата у самцов больше, чем у самок до 30-го дня, но разница наиболее резко выражена на 20-й день. При статистической обработке вариационных рядов изменчивости размеров регенератов самцов и самок оказалось, что разница в размерах статистически вполне достоверна. Разность регенератов $M♂$ и $M♀ = 0,4$ мм, а утроенная ошибка — $3\ m.\ diff. = 0,22$. На 25-й день разница в размерах становится менее заметной и равна 0,17 мм, а к 30-му дню размеры регенератов самца и самки почти сравнялись. Далее обнаруживается, что регенерат у самок оказывается бо́льшим, чем у самцов. Через 35 дней эта разница равна 0,29 мм и далее все время возрастает. К 45 дням разница в размерах регенератов достигает 0,91 мм и при статистической обработке оказывается вполне достоверной: $3\ m.\ diff. = 0.43$. Приведенная кривая и цифровой ряд не совсем точно отражают ускорение в регенерации у самок. Регенерат самок, отстав в росте в первые дни, уже к 25-му дню растет с такой же, а

может быть, и с большей скоростью, чем регенерат самцов, но это ускорение сглаживается тем, что на предыдущей стадии регенерат был меньше, и поэтому, чтобы разница в пользу самок стала заметной, ему необходимо сперва сравняться по размерам с таковым самцов, и только после этого может быть обнаружено ускорение роста регенерата у самок.

Таким образом, эта серия опытов показала, что в первый период регенерат растет быстрее у самцов, а во второй период у самок и к концу опыта регенерат самок оказывается значительно бо́льшим, чем регенерат самцов.

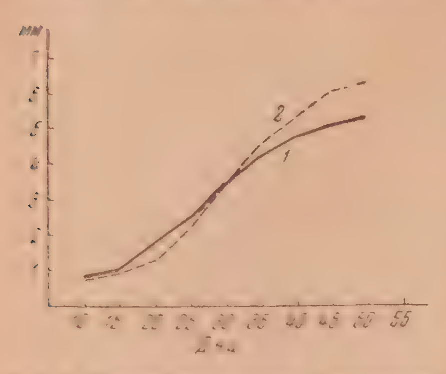


Рис. 2. Кривые, отражающие увеличение размеров регенерата хвоста в опытах 1948 г.

1 — самцы, *2* — самки; по оси абсцисс отложено время, по оси ординат — размеры регенерата в миллиметрах

Вторая серия опытов, поставленная в 1949 г., была проведена на 100 парах тритонов. Вся методика опытов была такая же, как и в предыдущей серии, за исключением того, что тритоны два раза в неделю кормились мотылем. Результат в этой серии опытов оказался несколько отличным от вышеописанного. Рост регенерата могут иллюстрировать табл. 3 и рис. 3, на котором графически представлена скорость роста регенерата у самцов и самок.

Как видно из рис. 3 и табл. 3, в первый период регенерация идет несколько быстрее у самцов, но разница в этой серии опытов выражена значительно слабее, чем в предыдущей. На 20-й день в этой серии средний размер регенерата у самца только на 0,06 превышает размеры регенерата у самок. Конечно, о статистической достоверности этой разницы говорить не приходится. Начиная с 25-го дня самки регенерируют быстрее, причем эта разница становится отчетливо заметной только после

Таблица 3

Скорость регенерации хвоста у Triturus vulgaris в опытах 1949 г.

Пол	Дни												
	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
♂	0,80	0,99	1,40	1,89	3,00	4,01	4,62	5,10	5,53	5,80	6,25	6,45	6,7
♀	0,77	0,98	1,34	1,88	3,02	4,18	4,71	5,25	5,96	6,30	6,81	7,19	7,5

45 дней. Конечный результат этой серии точно совпадает с таковым пре дыдущей: в конечных рядах процесс регенерации хвоста происходи быстрее у самок, чем у самцов.

Статистическая обработка изменчивости размеров регенератов пока зала, что на 55-й день разница размеров практически уже является до стоверной: $M♀ - M♂ = 0{,}50$ мм; утроенная ошибка — $3\ m.\ diff. = 0{,}5$ т. е. разность размеров регенератов почти равна утроенной ошибк Через 70 дней от начала опыта разность средних величин является ещ более резко выраженной: $M♀ - M♂ = 0{,}82$, а $3\ m.\ diff. = 0{,}67$. Таки образом, в этой серии опытов ускорение регенерации у самцов оказалос очень слабо выраженным, что же касается ускорения регенерации у с мок на поздних стадиях регенерации, то тут результаты обеих серий по ностью совпали.

Таблица 4

Регенерация конечности у самцов и самок Triturus vulgaris в опытах 1948 г.

Стадии	Дни															
	10		15		20		25		30		35		40		45	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1 — регенерации нет	10,5	8,1	—	—	—	4,3	—	2,1	—	2,1	—	2,3	—	2,2	—	5,2
2 — слабо развитая почка	18,7	34,7	3,4	32,6	2,1	—	2,5	—	—	2,1		2,3	2,4	—	—	—
3 — отчетливо выраженная почка	41,7	47,0	34,0	47,0	2,1	10,6	—	—	—		—	—	—	—	—	—
4 — хорошо развитая почка	29,1	10,2	32,0	20,4	66,7	61,7	—	25,0	—		—	—	—	—	—	—
5 — конус	—	—	—	—	29,1	23,4	75,0	58,3	6,7	6,4	—	—	—	—	—	—
6 — пластинка	—	—	—	—	—	—	12,5	6,3	26,7	12,8	7,0	—	—	—	—	—
7 — два пальца	—	—	—	—	—	—	10,0	8,3	31,1	25,6	7,0	4,5	4,7	—	—	—
8 — три пальца	—	—	—	—	—	—	—	—	22,2	27,6	—	—	—	—	—	—
9 — четыре пальца	—	—	—	—	—	—	—	—	13,3	23,4	32,5	15,9	11,7	8,9	16,6	2,5
10 — лапка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	53,5	75,0	81,2	88,9	83,3	92,3
Всего животных	48	49	50	49	48	47	40	48	45	47	43	44	43	45	36	39

Для изучения регенерации конечности производилась ампутация одной из передних лапок на уровне запястья. Сравнение скорости восстановления конечности у самцов и самок пришлось производить иным методом, так как метод, примененный при регенерации хвоста, т. е. измерение длины регенерата, здесь, разумеется, не пригоден. Учет скорости восстановления лапки производился по качественным показателям, т. е.

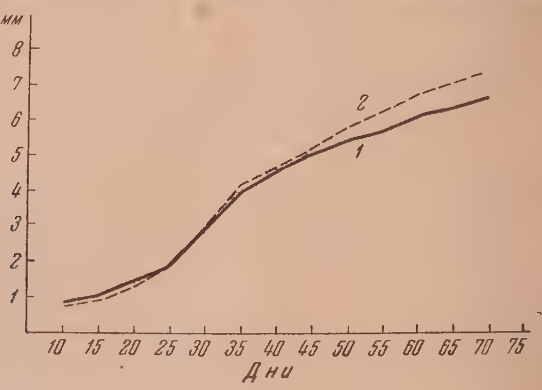


Рис. 3. То же, что на рис. 2 (опыт 1949 г.)

учитывались сроки достижения общеизвестных стадий формирования регенерата конечностей амфибий. Стадия регенерационной почки была разбита на три стадии. Вследствие этого всего получилось 10 качественных точек учета процесса регенерации конечности: 1) отсутствие регенерата, 2) слабо развитая почка, т. е. незначительная выпуклость под эпителием, образованная небольшим количеством скопившихся здесь клеток, главным образом гематогенного происхождения (на этой стадии регенерата собственно еще нет), 3) отчетливо выраженная почка, т. е. выпуклое образование на ампутационной поверхности, уже несколько потемневшее, 4) хорошо развитая почка — довольно большое выпуклое образование, которое в проходящем свете не кажется красноватым, 5) стадия конуса, 6) стадия пластинки, 7) появление в пластинке двух пальцев, 8) стадия трех пальцев, 9) стадия четырех пальцев, 10) стадия появления свободных пальцев, в разной степени развитых (стадия оформившейся лапки). Суммированные результаты наблюдений за 1948 г. приведены в табл. 4, где в каждой графе указаны не абсолютные цифры, а процент особей, конечность которых находилась на той или иной стадии регенерации. К такому способу сопоставления пришлось прибегнуть потому, что из-за различных причин количество тритонов в опытах уменьшалось, причем количество самок и самцов уменьшалось различно (см. выше).

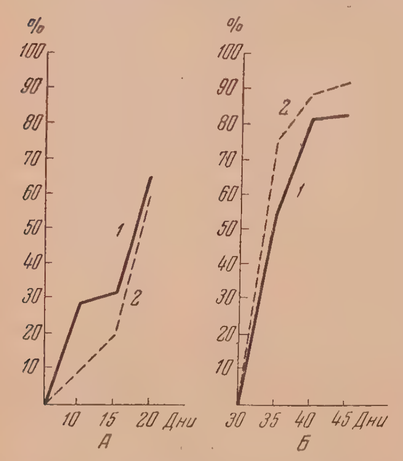


Рис. 4. *А* — кривые, отражающие процент самцов и самок с регенератом на стадии хорошо развитой почки; *Б* — кривые, отражающие процент тритонов со стадией лапки

На оси абсцисс — время; на оси ординат — количество особей в процентах

При сопоставлении скорости регенерации конечности у самцов и самок в опытах 1948 г. (табл. 4) обращает на себя внимание сходство с результатами, полученными при наблюдении за регенерацией хвоста. В начальных стадиях формирования регенерата наблюдается явное ускорение ре-

генерации у самцов. Через 10 дней после ампутации стадия хорошо развитой почки отмечена у самцов в 29,1% случаев, а у самок в 10,2%. Обратные соотношения наблюдаются при сравнении процентов слабо развитой почки на 10-й день: у самцов 18,7%, а у самок 34,7%. Следовательно, через 10 дней среди самцов значительно больший процент особей с хорошо развитым регенератом и соответственно меньший с плохо развитым регенератом. У самок картина получается обратная, т. е. много со слабо развитым и мало с хорошо развитым регенератом. То же соотношение наблюдается через 15 дней. К 20-му дню эта разница оказывается уже не столь резкой. На 25-й день еще заметно некоторое повышение скорости регенерации у самцов, но к 30-му дню после ампутации регенерация явно происходит быстрее у самок. Так, через 30 дней стадия четырех пальцев отмечена у 13,3% самцов и 23,4% самок. На дальнейших стадиях это же соотношение сохраняется: до 45 дней процент самок с хорошо развитым регенератом оказывается бо́льшим, чем у самцов. Эту закономерность хорошо иллюстрируют кривые на рис. 4, *А*, изображающие по дням увеличение количества самцов и самок, достигающих стадии хорошо развитой почки. Как видно, кривая самцов лежит выше кривой самок. Иное соотношение иллюстрируют кривые на рис. 4, *Б*; здесь отложены проценты самцов и самок, достигающих стадии лапки. В этом случае кривая самок лежит выше таковой самцов, отражая более быстрый процесс регенерации у самок на этой поздней стадии.

Аналогичные опыты 1949 г. дали сходные результаты (табл. 5). Так же как и при регенерации хвоста, ускорение у самцов отмечается на

Таблица 5

Регенерация конечности у самцов и самок Triturus vulgaris в опытах 1949 г.

Стадии	Дни											
	10		1		20		25		30		40	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1 — регенерата нет	3,2	5,2	2,5	1,05	—	—	—	—	—		—	—
2 — слабо развитая почка	23,7	29,6	9,0	8,4	—	—	—	—	—	—	—	
3 — отчетливо развитая почка	45,3	45,2	46,0	49,7	15,6	18,3	—	—	—	—	—	—
4 — хорошо развитая почка	27,8	20,0	36,0	35,6	59,3	51,6	15,8	4,0	—	—	—	—
5 — конус	—	—	6,5	5,2	25,0	30,1	50,0	44,0	21,7	15,6	—	—
6 — пластинка	—	—	—	—	—	—	30,3	48,0	47,8	37,4	—	—
7 — два пальца	—	—	—	—	—	—	3,9	4,0	18,5	24,1	21,5	8,2
8 — три пальца	—	—	—	—	—	—	—	—	9,8	21,7	15,5	9,4
9 — четыре пальца	—	—	—	—	—	—	—	—	2,2	1,2	17,8	23,0
10 — лапка	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	45,2	59,4
Всего животных	97	95	78	95	96	93	76	75	92	83	84	74

ранних стадиях, но выражено оно значительно слабее, чем в опытах 1948 г. Через 10 дней хорошо развитая почка оказывается у 27,8% самцов, и только у 20% самок. Через 15 дней оба пола выравниваются в темпе регенерации, а начиная с 20-го дня и до конца формирования регенерата отмечается уже бо́льшая скорость регенерации у самок.

Трудно сказать, чем объясняется различный результат в опытах 1948 и 1949 гг. Повидимому, здесь сказалась разница в содержании и кормлении опытных тритонов; но, так или иначе, в обеих сериях на ранних стадиях регенерации наблюдалось более или менее отчетливо выраженное ускорение у самцов, а на поздних стадиях регенерация происходит быстрее у самок. Ускорение регенерации начиная с определенных стадий у самок совпадает в опытах с регенерацией как хвоста, так и конечности в обеих сериях, и поэтому реальность этого явления не вызывает сомнения.

Таким образом, на поставленный вопрос, существует ли зависимость между полом и скоростью регенерации, данные опыты дают положительный ответ. Однако характер этой зависимости оказывается сложным. Процесс регенерации сложного органа слагается из ряда различных процессов, причем на разных стадиях регенерации доминируют разные процессы. Поэтому можно предположить, что в силу физиологических тканевых различий у самцов и самок одни фазы регенерации протекают скорее у самцов, а другие — у самок.

Для окончательного решения этого вопроса необходимо изучение половых различий в протекании тканевых процессов регенерации, являющихся компонентами регенерации сложного органа. Однако на основании гистологического анализа некоторых стадий восстановления утраченного органа у тритона и литературных данных мы все же можем составить некоторое представление о тех процессах, которые протекают быстрее у самок на поздних стадиях регенерации. Начальные фазы восстановления, если исключить эпителизацию раны, состоят из глубоких деструктивных процессов, связанных с дедифференцировкой тканей и образованием регенерационной бластемы. От скорости, с которой протекает дедифференцировка тканей и пролиферация клеток, скопляющихся под эпителием, зависит появление видимого при внешнем рассмотрении регенерата. Некоторое ускорение первых фаз регенерации у самцов заставляет предположить, что именно эти первые, подготовительные процессы протекают у самцов быстрее, чем у самок. Ускорение же регенерации у самок, наступающее на более поздних стадиях, как можно предположить, связано с дифференцировкой и интенсивным формообразованием. Это предположение подтверждается наблюдениями над регенерацией конечности. Ускорение же регенерации у самок, наступающее на более поздних стадиях, как можно предположить, связано с дифференцировкой и интенсивным формообразованием. Это предположение подтверждается наблюдениями над регенерацией конечности. Ускорение у самок обнаруживается с того момента, как начинается формирование пальцев. Этот процесс, как известно, связан с усиленной дифференцировкой хряща и началом дифференцировки мышечной ткани. В случае регенерации хвоста ускорение общего роста регенерата также совпадает с началом дифференцировки хряща.

В пользу этого предположения также говорят наблюдения Е. Вальштрем [1] над регенерацией конечности у самцов и самок Asellus. Как известно, регенерат у ракообразных формируется под хитином и появляется наружу уже вполне сформированным, отличающимся от нормальной конечности только размерами. Вальштрем установила, что появление регенерата происходит быстрее у самок, чем у самцов. Так как регенерат появляется уже вполне развитым, т. е. на поздних стадиях развития, данные опытов Вальштрем совпадают с описываемыми опытами над тритоном. Вместе с тем ее наблюдения до известной степени подтверждают предположение, что именно процессы дифференцировки происходят быстрее у самок. Высказанное объяснение разницы в скорости регенерации у самцов и самок носит характер предположения и нуждается в проверке. Для его подтверждения необходимо дальнейшее изучение этого явления путем расчленения сложного процесса восстановления органа на

ряд более простых процессов. Такое исследование даст возможность точно определить, какими именно процессами связано констатированное различие в скорости регенерации у самцов и самок тритона, и им же объяснится своеобразный характер этих различий. Во всяком случае данные приведенных опытов с несомненностью указывают на глубокие физиологические различия всего организма взрослых самцов и самок тритона.

Литература

1. Вальштрем Е., Различия в восприимчивости к воздействию вредных факторов и скорость регенерации у самцов и самок некоторых Malacostraca, ДАН СССР, LXIX, 5, 1949. — 2. Короткова Г. и Шиффер И., Чувствительность самцов и самок Dinophilus taeniatus к действию повреждающих факторов на различных этапах онтогенеза, ДАН СССР, LXXI, № 2, 1950. — 3. Левин В., К вопросу о различной повреждаемости тканей самцов и самок. Опыты над белыми мышами, ДАН СССР, LXVI, 4, 1949. — 4. Светлов П., О различии выносливости к голоду и иным вредящим факторам у самцов и самок Drosophila melanogaster, ДАН СССР, XLI, 8, 1943. — 5. Светлов П., Онтогенез полового дифференциала чувствительности Drosophila melanogaster, ДАН СССР, XLI, 9, 1943. — 6. Светлов П., Чувствительность кишечного эпителия у самцов и самок Drosophila melanogaster к повреждающему действию молочной кислоты, ДАН СССР, XLVIII, 5, 1945. — 7. Светлов П. и Чекановская О., О половых различиях в чувствительности к вредным факторам имагинальных дисков Drosophila melanogaster, ДАН СССР, XLVI, 7, 1945. — 8. Светлов П. и Иванова М., Половые различия в выносливости к повреждающим воздействиям у Cyclopoidea, ДАН СССР, LXVIII, 1, 1949. — 9. Светлов П. и Чекановская О., О природе различий в чувствительности к вредным факторам у самцов и самок. Опыты с имагинальными дисками гусеницы Dasychira sp., Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, 1949.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

АНАЛИЗ РАЗЛИЧИЙ СТРУКТУРЫ ПОВЕРХНОСТЕЙ КРЫЛЬЕВ У ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ

Г. С. ШЕСТАКОВА

Институт морфологии животных АН СССР

В выяснении различных морфологических особенностей организма птицы, связанных с ее способностью к полету, большую роль играет анализ этих особенностей строения со стороны основных законов аэродинамики. Такой анализ позволяет нам понять целый ряд морфологических особенностей не только органов полета птицы, но и некоторые другие черты ее строения, обусловленные приспособлением организма к полету, которые без такого анализа мало понятны.

Как я уже указывала в других статьях [2—4], к таким особенностям строения надо отнести форму и величину крыльев и хвоста птицы, ее величину, вес сердца и многое другое.

Но, с другой стороны, понять аэродинамическое значение некоторых особенностей строения птицы невозможно без выяснения функционального значения этих морфологических особенностей путем морфо-биологического анализа, подтвержденного экспериментальными исследованиями.

Среди таких особенностей строения в группе чайковых птиц большой интерес представляет различие в структуре поверхностей крыльев. Несмотря на большое сходство в окраске всех чайковых птиц, крыло крачки легко отличить от крыла любой чайки по его внешнему виду. Поверхность крыла крачек в области маховых перьев всегда покрыта белым налетом. Этот налет обусловлен тем, что наружные опахала маховых перьев крачек, в отличие от чаек, как бы покрыты бархатистым пушком.

Исследования строения этих перьев у крачек показывают, что этот «пушок» представляет собой тонкие нитевидные концы бородочек (пеннулы) пера, значительно удлиненные и более широкие у крачек по сравнению с бородочками чаек (рис. 1). Так, у крачек отношение длины дистального отдела бородочки (пеннулы) к длине всей бородочки составляет 62—75%, тогда как у чаек 53—58%. Отношение ширины дистального отдела бородочки к длине всей бородочки у чегравы, например, 4,3%, а у чайки-хохотуньи 2,3%.

Вследствие того, что пеннулы не только длинные, но и относительно толстые и снабжены длинными, обращенными вниз отростками, поверхность наружного опахала пера оказывается покрытой густым слоем ворсинок (рис. 2). В результате этого участок верхней поверхности крыла, образованный в развернутом крыле наружными опахалами маховых перьев, является опушенным.

Поскольку бородочки расположены под углом около 30° к бородке пера, пеннулы бородочек маховых перьев в развернутом крыле направлены в среднем отделе крыла прямо назад. На вершине и на основании крыла бородочки, соответственно положению маховых перьев, направлены по отношению к заднему краю крыла несколько вкось.

У чаек концевой отдел бородочек наружных опахал маховых перьев значительно короче и тоньше и концы пеннул почти не выступают над уровнем верхних краев бородок (рис. 3). Пеннулы лежат дугообразно изгибаясь в промежутке между двумя бородками. Тонкие длинные от-

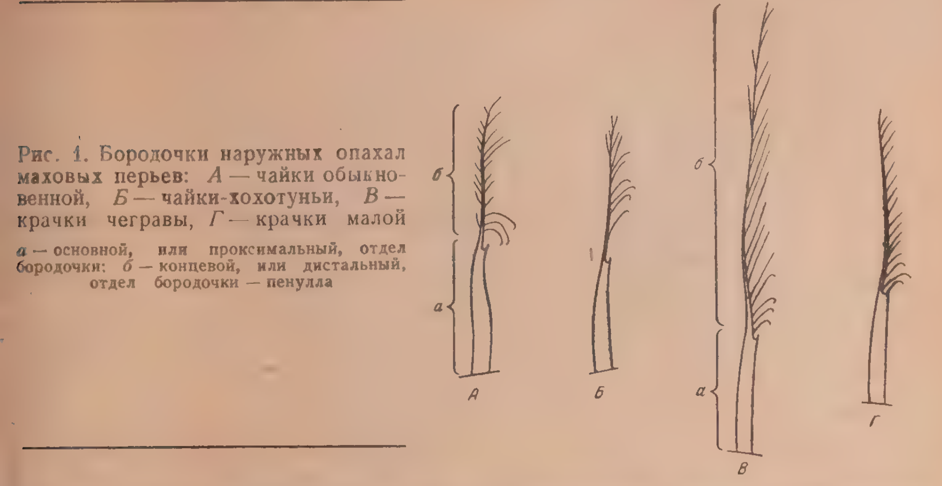


Рис. 1. Бородочки наружных опахал маховых перьев: *А* — чайки обыкновенной, *Б* — чайки-хохотуньи, *В* — крачки чегравы, *Г* — крачки малой

а — основной, или проксимальный, отдел бородочки: *б* — концевой, или дистальный, отдел бородочки — пенулла

ростки пеннул обращены вниз, т. е. к поверхности крыла. Вследствие этого верхняя поверхность наружных опахал маховых перьев чаек гладкая, слегка гофрированная и ажурная (рис. 4). Такое строение маховых обуславливает совершенно другую структуру поверхности крыла чаек, чем у крачек.



Рис. 2. Микрофотография поверхности наружного опахала махового пера крачки

Характерная для чаек ажурность верхней поверхности крыла является следствием того, что как между пеннулами, так и между их отростками образуются воздушные пространства, в результате чего поверхность пера состоит из тонких пеннул, отделенных друг от друга участками, заполненными воздухом. Такая структура поверхности перьев создает определенное строение пограничного слоя крыла, обеспечивающее, как я уже высказывала [2—4], быстрое скольжение потоков воздуха, и, отсюда, благоприятствует созданию аэродинамических сил. Гладко-ажурная поверхность крыльев чаек может рассматриваться как приспособление к быстрому скольжению потоков воздуха по крылу этих птиц.

У крачек поверхность крыла также очень гладкая и скользкая, но это получается в результате совершенно иного механизма приспособления. Концевые нити бородочек, которые, как уже указывалось выше, значительно длиннее и толще, чем у чаек, так же как и у последних не торчат над уровнем бородок, но перекидываются в виде лежащих ворсинок через 2—2½ бородки (рис. 5), образуя на поверхности крыла густой, похожий на меховой покров из лежащих, параллельных друг другу ворсинок. Плотно прилегая друг к другу, бородочки обуславливают ровную гладкую шелковистую поверхность крыла (рис. 3). Направление ворсинок совпадает с направлением при полете воздушных потоков и поэтому наличие ворсинок не только не ухудшает скольжение потоков воздуха, но, наоборот, создает своеобразную, исключительно гладкую скользящую поверхность, способствующую обтеканию крыла.

Анализ различий полета чаек и крачек [4] показывает, что основной особенностью полета крачек является их способность к трепетанию на одном месте или «висению» в воздухе. Это заставляет связать разобранные выше различия в строении поверхностей крыльев чаек и крачек с наиболее характерной особенностью полета крачек — широким использованием в их полете при ловле добычи трепетания на одном месте.



Рис. 3. Схема поперечного разреза через бородки наружного опахала махового пера чайки

а — бородка, б — бородочка

Для удержания тела птицы в воздухе при отсутствии поступательного движения подъемная сила, создаваемая движением крыльев, должна быть равна силе тяжести, иначе — весу птицы. Это достигается у крачек следующим образом. При трепетании на одном месте птица держит обычно туловище не в горизонтальном положении, а под некоторым углом к земной поверхности. Соотвественно такому положению туловища крылья движутся в такие моменты не в приблизительно вертикальной плоскости, как нормально, а в плоскости, близкой к горизонтальной под большим углом атаки. При этом они производят некоторое колебательное вращение вокруг продольной оси крыла.

Такое положение тела и направление движения крыльев должно было бы вызывать полет птицы под большим углом вверх. Но получающейся при таком движении крыльев незначительной тяге вперед-вверх противодействует сила тяжести птицы. Увеличение силы трения поверхности крыльев, действующей против направления силы тяжести, должно в этих случаях способствовать «висению» птицы в воздухе.

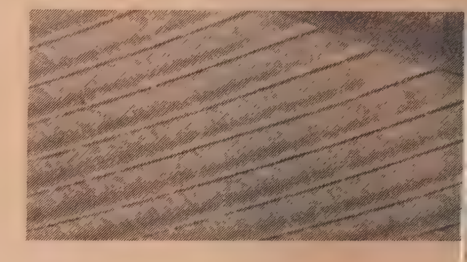


Рис. 4. Микрофотография поверхности наружного опахала махового пера чайки

В крыле крачек ворсинки (пеннулы) направлены своими концами назад под бо́льшим или меньшим углом к заднему краю крыла. Поэтому при вертикальном положении крыла они направлены вниз и, слегка оттопыриваясь под действием силы трения от поверхности крыла, они создают шероховатую поверхность, увеличивающую силу трения и таким путем способствующую удержанию птицы в висячем положении.

Получается, что при обычном полете опушенность наружных опахал выполняет функцию максимального сглаживания, как бы полирования поверхности крыла. При трепетании же птицы на одном месте опушенность, наоборот, увеличивает трение и тем самым, мешая падению вниз, дает птице возможность использовать вязкость воздуха.

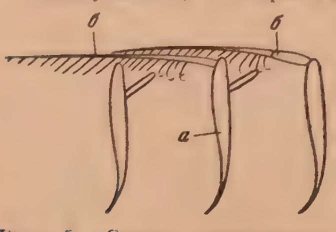


Рис. 5. Схема поперечного разреза через бородки наружного опахала махового пера крачки

а — бородка, б — бородочка

Это объяснение опушенности крыла крачек находит подтверждение в том, что способные к трепетанию кобчик и пустельга имеют также у бородочек удлиненный концевой отдел, и что совы, обладающие еще более сильной опушенностью, чем крачки, также способны трепетать на одном месте (у сов опушение поверхности перьев играет кроме того, большую роль в обеспечении бесшумности полета).

В пользу выдвигаемого мной толкования значения опушенности крыльев говорит и различная степень развития опушенности у разных видов крачек. Так, у наиболее крупных и тяжелых крачек — у чегравы и чайконосой — ворсинками покрыты наружные опахала всех маховых, начиная с первого. У речной, белощекой, светлокрылой и черной крачек опушенность имеется на наружных опахалах всех маховых, за исключением первого махового, а у самой легкой и мелкой малой крачки — за исключением первых двух, наиболее дистальных маховых.

Значение опушенности для «висения» птицы в воздухе определяется также относительной длиной пеннул у разных видов крачек, как это можно видеть в таблице. Цифры таблицы показывают, что величина образующих пушистость пеннул находится во взаимосвязи с весом птицы: чем тяжелее птица, тем большая шероховатость необходима ей для способствования удержанию тела в воздухе во время ее «висения».

Название птицы	Вес птицы в г	Отношение длины пеннулы (концевого отдела бородочки) к длине всей бородочки в %
Чеграва	639	75
Чайконосая крачка	219	72
Речная крачка	124	70
Белощекая „	85	70
Светлокрылая „	67	66
Черная „	61	64
Малая	49	62

Выявленное у крачек адаптивное образование шероховатости крыла не ограничивается описанным случаем. К приспособлениям, имеющим функцию увеличения трения, относится, повидимому, и ребристое строение нижней поверхности крыла птиц, определяющее зубчатое строение нижней поверхности профиля, основного отдела крыла (рис. 6). Эта зубчатость обусловлена поперечным, по отношению к продольной оси тела, расположением бородок внутренних опахал второстепенных маховых и их больших нижних кроющих перьев, в результате чего задняя половина нижней поверхности основного отдела крыла исчерчена поперечными ребрами.



Рис. 6. Схема строения профиля основного отдела крыла чегравы (зубчатость поверхностей сильно преувеличена)

Акад. С. А. Чаплыгин в статье «О давлении плоскопараллельного потока на преграждающие тела» утверждает, что «присутствие зубцов надлежащей формы на нижней поверхности крыла должно увеличить подъемную силу крыла» [1, стр. 219].

Мы видим отсюда, что выдвинутое мной толкование своеобразной структуры поверхности крыльев крачек, базирующееся на установлении функционального значения опушения крыльев методом морфо-биологического анализа, находит подтверждение и в аэродинамике. Анализ поверхностей крыльев чаек и крачек затрагивает, таким образом, некоторые вопросы, представляющие интерес и с точки зрения аэродинамики. Это вопрос о строении пограничного слоя и связанный с ним вопрос об использовании вязкости воздуха.

Ажурность поверхности крыльев чаек, в результате которой крыло оказывается обволоченным малоподвижным или даже практически неподвижным слоем воздуха, по которому происходит скольжение обтекающих при полете потоков воздуха,— характеризует способ образования крыла чаек с исключительно гладкой и скользкой, хорошо обтекаемой поверхностью.

Совсем другое приспособление к образованию хорошо обтекаемого крыла мы видим в группе крачек. Гладкая, скользящая поверхность крыльев крачек достигается путем образования на поверхности крыла слоя из густо лежащих, прилегающих к поверхности ворсинок. Этот слой обеспечивает скользящую поверхность при обтекании крыла потоками воздуха спереди. Но эта самая поверхность является одновременно сильно шероховатой сзади-наперед. Шероховатость является у крачек специфическим приспособлением к «висению» в воздухе, путем использования вязкости воздуха.

Проведенный анализ значения различий в структуре поверхностей крыльев чаек и крачек показывает, что изучение строения органов полета птиц на базе выяснения функционального значения их морфологических особенностей позволяет вскрыть некоторые аэродинамические механизмы, используемые при полете птиц.

Литература

1. Чаплыгин С. А., О давлении плоскопараллельного потока на преграждающие тела, Собр. соч., т. III, 1948.— 2. Шестакова Г. С., Структура поверхности крыла и ее значение для аэродинамики птиц, Тр. Ин-та морфологии животных АН СССР, вып. 9, 1953.— 3. Шестакова Г. С., Морфо-биологический анализ, как метод изучения полета птиц, там же, 1953.— 4. Шестакова Г. С., Морфологические основы различий полета в группе чайковых птиц, там же, 1953.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ОСОБЕННОСТИ ЛЕТНЫХ КАЧЕСТВ СЕРОЙ И КАМЕННОЙ КУРОПАТОК

Б. К. ШТЕГМАН

Республиканская станция защиты растений Казфилиала ВАСХНИЛ

Одной из интересных задач функциональной морфологии является определение особенностей в адаптации близких форм. Если при изучении функции какого-нибудь органа вообще мы стремимся к общему пониманию его значения, то при сравнении аналогичного органа у близких форм мы стараемся определить уже детали в функции, различая его действие в зависимости от различий в образе жизни между этими формами в неодинаковых условиях обитания. Естественно, различия между представителями какой-нибудь группы животных намечаются не во всех органах в одинаковой степени. В зависимости от особенностей образа жизни, те или другие органы будут подвержены наиболее резким изменениям, представляя «ведущую» адаптацию, между тем как другие органы могут оставаться в большей или меньшей степени неизменными. Однако и они не остаются неизменными, так как, приспособляясь к новым условиям, изменяется организм в целом.

Изучая механику полета птиц, я должен был констатировать очень своеобразную и узкую специализацию полета у куриных, обусловленную особенностями образа жизни представителей этого отряда. Казалось бы, что внутри этой группы не должно наблюдаться большой изменчивости в морфологии летательного аппарата, так как у всех куриных полет служит лишь для быстрого перемещения на более или менее значительные расстояния, чаще всего с целью ухода от наземных преследователей, а не для разыскивания или добывания пищи. В последнем случае можно было бы ждать большого разнообразия в летных качествах и в морфологии летательного аппарата, как это мы видим, например, у хищных птиц. Однако на самом деле оказалось, что в пределах отряда куриных приспособление к полету подвержено значительной изменчивости в связи с особенностями образа жизни и спецификой условий обитания различных представителей отряда. Основные типы адаптации куриных птиц в этом направлении мной были недавно описаны [2], но ряд вопросов тогда не удалось затронуть; в особенности это касается сравнения экологически близких форм. Один из таких пробелов я постараюсь ныне заполнить.

Довольно яркий адаптивный тип представляют два вида куропаток — серая (Perdix perdix) и бородатая (P. daurica). Это куриные птицы, приспособившиеся для жизни в степи. Сохранив характерную для куриных птиц привычку скрываться в зарослях, куропатки всецело перешли на наземный образ жизни и полностью утратили способность садиться на деревья. Живя в основном среди травянистой растительности в равнинных местах, серые куропатки, сохранив специфический для куриных быстрый взлет, не подымаются вертикально на значительную высоту.

Поднявшись из густой травы или низких кустарников метра на полтора, они переходят на более или менее горизонтальный полет, быстро набирая скорость. В этом отношении куропатки резко отличаются от таких куриных птиц, как, например, фазан, которые населяют древесные заросли и без труда подымаются почти вертикально на десятки метров.

Не имея надобности при взлете подыматься вертикально на значительную высоту, серые куропатки, несомненно, утратили в процессе эволюции и возможность к этому, но зато приобрели другие качества полета, более ценные для них в специфической обстановке. Хорошо

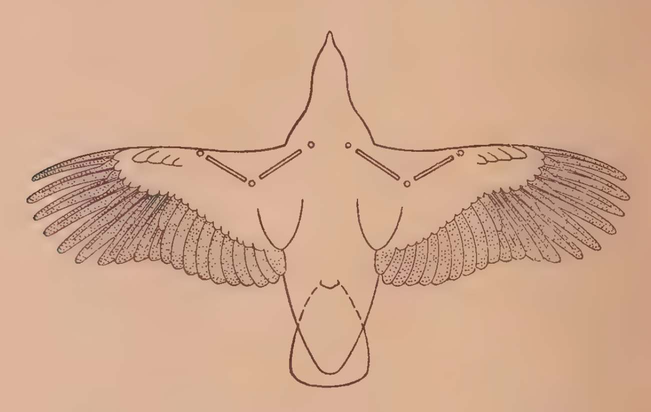


Рис. 1. Бородатая куропатка (Perdix barbata)

известно, что у куропаток полет, хотя и менее маневренный, чем у фазана, но более быстрый. Кроме того, куропатки способны на значительные перелеты, что опять-таки явно связано с особенностями их образа жизни в характерной обстановке открытого степного ландшафта. В части своего ареала куропатки даже совершают довольно дальние сезонные перелеты, что, конечно, тоже предъявляет повышенные требования к вышеуказанным качествам полета.

В соответствии с особенностями полета, у куропаток и летательный аппарат приобрел специфические особенности. В отличие от фазана, у них крылья более узкие и длинные, что способствует более быстрому полету. Короткий хвост куропаток, не содействуя маневренности полета, уменьшает завихрения воздуха в «кильватере» и этим самым тоже способствует ускорению полета. Однако сильно развитые пропеллирующие маховые с сужениями, начинающимися с вершины верхних кроющих крыла (как у фазана), представляют собой еще сильно развитое приспособление для стремительного взлета (рис. 1).

По общему облику близка к вышеописанным видам каменная куропатка, или кеклик (Alectoris kakelik). Будучи немного крупнее серых куропаток, она такая же короткохвостая и компактная, отличаясь лишь более яркой окраской оперения, клюва и ног. Но места обитания у каменной куропатки существенно иные, чем у предыдущих видов. Эта птица населяет более или менее пустынные горы, большей частью невысокие, или предгорья высоких хребтов, с крутыми каменистыми склонами и узкими ущельями. В таких пересеченных местах особенности движений, в частности и полет, у кеклика по сравнению с равнинно-степными серыми куропатками должны были измениться. Действительно населяя узкие долины и ущелья, кеклик не может ограничиться полетом лишь в горизонтальном направлении, характерным для серых куропаток Для передвижения в вышеуказанных условиях была бы полезной способность к вертикальным взлетам не только на десятки, но и на сотни метров, что, однако, потребовало бы непомерного развития летательно

мускулатуры и громадного расхода энергии при каждом взлете. Другое возможное направление в специализации летных способностей кеклика — полный отказ от крутых взлетов и развитие других качеств полета, полезных в специфических условиях жизни этой птицы. Каковы же эти качества?

Ответ на данный вопрос мы получаем из прямых наблюдений над полетом кеклика. Действительно, кеклик не пользуется вертикальным взлетом и, видимо, утратил способность к нему. Взлетая с ровного места, он движется напряженно и достаточно быстро, но подымается при этом не круто. При первой возможности он переходит на планирование.

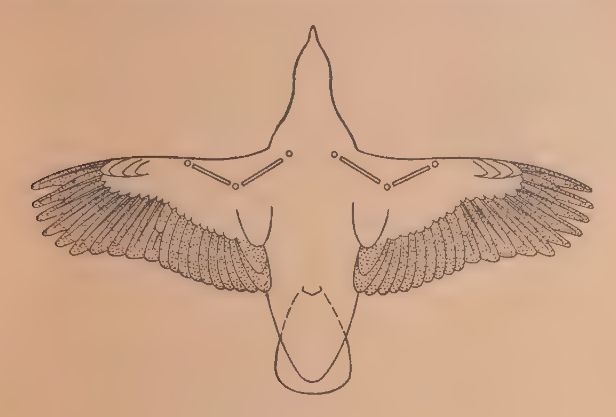


Рис. 2. Кеклик (Alectoris kakelik)

развивая значительную скорость. Что последнее является для кеклика излюбленным способом передвижения, видно из его поведения в пересеченной местности. Он подымается по склонам на ногах, ловко перебегая с камня на камень и быстро лазая даже по крутым скалам. Таким способом он легко уходит от преследователя, идущего снизу. Если же враг оказался выше или почему-либо слишком приблизился, то кеклик взлетает, чаще всего горизонтально, вскоре переходит на планирование и таким способом либо перелетает на противоположный склон, либо направляется вниз по долине или ущелью. Пролетая таким способом сотни метров, кеклик двигается совершенно уверенно и настолько стремительно, что этим напоминает скорее утку, чем куриную птицу. Серые куропатки при более далеких перелетах регулярно планируют на небольшие дистанции, попеременно с активным полетом, но никогда не достигают быстроты скольжения кекликов, так что приспособление последних к данному типу полета не подлежит сомнению.

Приспособление к этому типу полета в первую очередь выражается в особенностях формы летательного аппарата. Как уже было указано выше, у серых куропаток крылья более узкие, в особенности в вершинной части, а также более длинные, чем у лесных видов куриных птиц, при полном сохранении пропеллирующих маховых. В форме крыла кеклика мы видим дальнейшую адаптацию к скоростному полету. Если основание крыла примерно такой же относительной ширины, как у серых куропаток, то вершинная часть его заметно более узкая (рис. 2). Кроме того, вершина крыла более компактная, так как пропеллирующие маховые меньше развиты. Правда, если судить только по числу маховых, имеющих пропеллирующие суженные вершины, то различия между кекликом и серыми куропатками не представляются особо значительными: у кеклика сужение внешнего опахала намечается до шестого махового, у серых куропаток — до седьмого включительно. Если же иметь в виду длину суженных частей маховых, то разница между указанными пти-

цами получается разительная. В то время как у серых куропаток первые маховые являются целиком пропеллирующими, у кеклика пропеллирующая часть тех же маховых занимает не больше половины длины от вершины до верхних кроющих крыла. Таким образом, у кеклика пропеллирующий аппарат крыла значительно менее мощный, чем у серых куропаток, за счет чего увеличена несущая поверхность крыла и улучшены аэродинамические качества его.

В результате проведенного сравнения мы приходим к заключению что степные и горные формы куриных птиц, несмотря на их систематическую близость и общее сходство облика, обладают различными качествами полета, что находит выражение и в морфологических различиях летательного аппарата. Впрочем, в пределах нашей родины имеется еще одна группа горных куриных птиц — так называемые горные индейки, или улары (род Tetraogallus), сравнение которых с предыдущими группами тем более интересно, что эти птицы в систематическом отношении от них достаточно удалены.

Улары населяют в основном альпийскую зону гор, чем хорошо отличаются от кекликов. Но если оставить в стороне климатическую разницу между высокогорьем и низкими пустынными предгорьями, то можно найти достаточно сходства в местах обитания этих птиц. Те и другие живут в условиях резко пересеченной местности и разница заключается лишь в масштабе. Если в местах, населяемых кекликами, преобладают системы многочисленных небольших и узких ущелий, то для альпийского ландшафта характерны большие ущелья, часто громадной глубины, с крутыми склонами и обрывами в многие сотни метров высоты, но всегда соответственно и значительно более широкие. Если кекликам ежедневно приходится многократно перебираться из одного ущелья в другое, то улары подолгу могут жить только в части одного ущелья, несмотря даже на свои большие размеры и связанную с этим необходимость в использовании более крупных площадей кормовых угодий.

Таким образом, имеются основания предположить, что полет уларов в известной степени напоминает полет кекликов, будучи еще менее приспособленным к вертикальному взлету. Действительно, улары не только не взлетают круто вверх, но и вообще почти не пользуются активным полетом. Будучи достаточно крупными птицами, они, подымаясь по склонам пешком, двигаются настолько быстро, что с легкостью уходят от врагов, находящихся ниже их. От преследователя, находящегося выше по склону, они уходят, слетая в горизонтальном направлении, далее летят только планирующим полетом, обычно на большие расстояния, при случае пересекают долины на очень значительной высоте. О высоком совершенстве техники планирующего полета у этих птиц свидетельствует то, что они даже с успехом используют восходящие течения воздуха, при помощи которых способны подняться вверх.

Однако улары летают не часто. В условиях альпийского ландшафта они врагов замечают на больших расстояниях и часто от них спасаются даже не взлетая; а дальние перемещения из одного угодия в другое им приходится делать один-два раза в день. Поэтому можно предположить, что способность к быстрому взлету у этих птиц могла быть полностью утрачена. Действительно, неоднократными опытами удалось доказать что уларов затрудняет крутой подъем даже на ничтожную высоту в 1,5 метра.

В соответствии с особенностями полета уларов находится и летательный аппарат этих птиц. На первый взгляд кажется, что крылья улара и кеклика обладают значительным сходством. Однако более подробное сравнение этих птиц приводит к несколько иным выводам. Оказывается, характерные особенности крыла кеклика, отличающие его от серых куропаток, в крыле улара развиты еще значительно сильнее. Так например, вершинная часть крыла у улара сужена еще больше, чем у

кеклика. Пропеллирующие маховые почти совсем не развиты. Заметное сужение внешнего опахала имеется лишь во втором маховом, и то только в вершинной части. Таким образом, в крыле улара только первое маховое обладает совсем короткой пропеллирующей вершинной частью, между тем как крыло кеклика имеет пять пропеллирующих вершин маховых. Эта разница в форме крыла наглядно показана на рис. 2 и 3.

Совершенно ясно, что сплошное крыло улара узко приспособлено к стремительному скольжению, в ущерб способности к быстрому и крутому взлету. Разрезное крыло серой куропатки узко приспособлено к



Рис. 3. Гималайский улар (Tetraogallus himalayensis)

быстрому и энергичному взлету, между тем как способность к стремительному планированию на большие расстояния у него отходит на задний план. У кеклика мы находим нечто среднее между вышеописанными крайними типами, что наиболее соответствует особенности его образа жизни в специфических условиях его обитания. Как уже было указано, кеклик, подобно уларам, предпочитает пользоваться планирующим полетом, но, находясь чаще всего в местности с мелко расчлененным рельефом, редко бывает в состоянии замечать на большом расстоянии своих преследователей. Поэтому для кеклика способность к стремительному взлету (хотя бы и не круто вверх) сохранила важное биологическое значение, тем более, что он имеет привычку затаиваться среди камней и в таких случаях близко подпускает врагов.

В крыле кеклика мы видим еще одну особенность — очень сильное развитие крылышка (alula), достигающего своей вершиной вершины верхних кроющих крыла, между тем как у уларов и серых куропаток оно значительно короче. Как известно, крылышко является приспособлением, позволяющим значительно увеличивать угол атаки крыла без срыва струй воздуха с верхней стороны его. Это дает возможность уменьшать посадочную скорость, следовательно облегчает посадку. Кеклики совершают лишь небольшие перелеты, но в связи со спецификой мелко расчлененного рельефа их мест обитания чаще подымаются на крылья, чем улары и серые куропатки, следовательно и чаще садятся. Таким образом, для них приспособление, облегчающее посадку, приобретает особое значение.

Переходя к особенностям внутреннего строения, связанным с полетом, мы должны отметить следующее. Серые куропатки, пользующиеся активным полетом и совершающие перелеты на большие расстояния, имеют очень сильно развитую летательную мускулатуру, относительный вес которой даже больше, чем у фазана. Чрезвычайно сильно у них развита подъемная мускулатура крыла (supracoracoideus + m. deltoides), что

является специальным приспособлением для стремительного взлета и характерно для всех куриных «нормального» типа. Летательная мускулатура кекликов развита несколько слабее, что хорошо видно из приводимой таблицы.

Виды	Отношение веса летательной мускулатуры (m. pectoralis+supracoracoideus+ +deltoideus) к весу тела в%	Отношение веса подъемной мускулатуры крыла к опускающей в %	Отношение веса сердца к весу тела в ‰
Perdix perdix и P. daurica	27,23—29,87 **28,55**	33,89—39,35 **36,62**	7,6—8,75 **7,92**
Alectoris kakelik	25,91—27,84 **26,85**	35,39—36,44 **35,95**	3,86—4,68 **4,27**
Tetraogallus himalayensis	10,8—11,6 **11,2**	27,0—28,9 **27,35**	5,0—5,62 **5,31**

В частности, слабее развита и подъемная мускулатура. Впрочем, разница между серыми куропатками и кекликом в этом отношении совсем небольшая, так что крайние цифры перекрываются. Таким образом, приходится констатировать и у кекликов чрезвычайно сильное развитие летательной мускулатуры, что вполне соответствует способности этих птиц к стремительному, хотя и некрутому взлету.

Однако вес сердца у кекликов очень сильно отличается от веса сердца куропаток, будучи почти в два раза меньше его. Эта разница в весе сердца явно связана с разницей в движении данных птиц: серые куропатки пользуются активным полетом на дальние дистанции, между тем как кеклики работают во время полета на пик, переходя после кратковременной сильной нагрузки мускулатуры при взлете на экономное планирование. Можно предположить, что в связи с такой разницей в работе летательной мускулатуры у сравниваемых птиц и гистологическое строение мускулов окажется различным.

Улар резко отличается от предыдущих видов слабым развитием летательной мускулатуры. Разница настолько велика, что хорошо заметна на глаз, даже по особенностям скелета: киль грудины у уларов значительно менее высокий, чем у куриных птиц обычного типа. Что же касается веса летательной мускулатуры, то он у большинства куриных, в частности и у вышеупомянутых находится близ верхнего предела у птиц вообще, между тем как у уларов он находится у нижнего предела птиц способных к полету, ближе всего подходя к весу летательной мускулатуры пастушковых [3]. Эта анатомическая особенность уларов вполне гармонирует с характерным полетом их, исключительно планирующим. Отсутствие необходимости в сколько-нибудь ускоренном взлете привело к значительному ослаблению в частности и подъемной мускулатуры крыльев. Как видно из данных приведенной таблицы, вес подъемной мускулатуры по сравнению с опускающей у улара примерно на одну четверть меньше, чем у куропаток и кеклика. Но так как вся летательная мускулатура улара значительно слабее, чем у сравниваемых с ним видов, то фактически подъемная мускулатура почти в три раза легче чем у них (вес подъемной мускулатуры в процентах от веса тела у уларов 2,43, у кекликов 7, у куропаток 7,39). Вес сердца уларов значительно меньше, чем у серых куропаток, но несколько больше, чем у кекликов. Возможно, эта последняя разница является следствием обитания уларов на больших высотах, в области разреженной атмосферы.

Итак, мы видим значительную разницу между серыми куропатками, кекликом и уларом как во внешней морфологии летательного аппарата, так и в развитии летательной мускулатуры. Эта разница обусловлена различиями в типе полета сравниваемых видов, в соответствии с характерными особенностями обитаемых ими мест. Различия между серыми куропатками и уларом очень резкие, между тем как кеклик представляет в известной степени переходный тип, по одним признакам приближающийся больше к первому, по другим — больше ко второму из крайних типов. Но по существу кеклика нельзя назвать переходным типом от степных куриных птиц к высокогорным. Несомненно, ход его эволюции шел вполне самостоятельно, и ряд признаков его летательного аппарата, сближающих его с уларом, был им приобретен независимо от последнего, в результате приспособления к несколько сходным жизненным условиям. Другие признаки кеклика, сближающие его с серыми куропатками, отнюдь не приходится рассматривать как пережитки исходного типа; эти признаки тесно связаны с современными особенностями образа жизни кеклика в ныне населяемых им специфических местностях. Конечно, кеклик представляет собой резко аберрантный тип куриных, так же как и улар. Таким образом, не подлежит сомнению, что признаки, сближающие его с серыми куропатками, являются более древними, между тем как модификация их, равно как и приобретение признаков, сближающих его с уларом, могут расцениваться как более новая адаптация. Но комбинация тех и других признаков своеобразна и соответствует специфике образа жизни кеклика.

В заключение следует отметить, что данная статья, так же как и ряд других на сходные темы, представляет развитие идей об адаптации птиц к полету, впервые высказанных Е. В. Козловой [1]. Работа этого автора замечательна тем, что является принципиально новой и направляющей исследования полета птиц по пути углубленного сравнения экологических разностей в пределах систематически близких группировок. Она тем более замечательна, что автор ее ни до, ни после ее написания не занимался подобными исследованиями.

Литература

1. Козлова Е. В., Связь между образом жизни птиц и направлением развития их летательного аппарата, Изв. АН СССР, Отд. биол. наук, № 4, 1946. 2. Штегман Б. К., Исследования о полете птиц, I. О летных способностях куриных птиц, сб. памяти акад. П. П. Сушкина, АН СССР, 1950. 3. Штегман Б. К., О летных качествах пастушковых птиц, Зоол. журн., № 5, 1952.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ КОЖИ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ЖИВОТНЫХ (КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА И СВИНЕЙ)

Н. А. ДИОМИДОВА

Лаборатория морфологии сельскохозяйственных животных Института морфологии животных АН СССР

Объектом настоящего исследования является кожа, представляющая собой орган, выполняющий в организме животного многообразные функции. Детальное изучение морфологических закономерностей в развивающейся коже необходимо для дальнейших работ, связанных с повышением количественных и качественных показателей кожи и шерсти.

Особое внимание привлекает к себе при изучении развивающейся кожи ее поверхностный слой — эпидермис, являющийся источником закладки шерстного покрова и железистого аппарата. Поэтому детализация формообразовательных процессов, происходящих в нем, имеет большое значение. Волосяной покров взрослых млекопитающих, возникший в результате приспособления к изменившимся условиям существования должен был оставить определенный след своего эволюционного пути в эмбриогенезе, поэтому изучение гистогенеза эпидермиса в процессе становления кожи интересно также с точки зрения эволюции кожного покрова.

Среди имеющихся в литературе сведений по развитию кожи сельскохозяйственных животных больше всего уделено внимания кожному покрову овец и почти отсутствуют данные по крупному рогатому скоту и свиньям. Известны работы по развитию кожи и волоса у тонкорунных и английских овец (Duerden a. Ritchie [15], Wildmann [19], Боголюбский [1]). С целью изучения каракульского смушка исследовалась кожа плодов каракульских овец (Положенцева [12], Никольский [11], Дьячков, Стояновская, Мухамедова, Толмакова [6] и ряд других). Исследование кожи плодов помесных овец от северной короткохвостой и прекоса (Диомидова [3]) дало возможность проследить весь период становления от недифференцированной до вполне оформленной кожи с волосяным покровом и наметить узловые моменты, характеризующиеся специфическими процессами развивающихся в ней структур.

Удалось наметить четыре стадии в образовании гистоструктур: первая стадия (до 2-месячного возраста) характеризуется процессами внутреннего развития, связанными в основном с дифференцировкой клеточных элементов в пределах эпителиального и соединительнотканного слоев; вторая стадия (до 2,5 месяцев) связана с прорастанием эпителиальных образований в глубь кориума в виде волосяных фолликулов и зачатков желез, дифференцировкой волокнистых структур и намечающимся обособлением слоев кожи; третья стадия (до 3,5 месяцев), когда происходят основные формообразовательные процессы, в результате которых формируются корни волос, железы, вязь коллагена; происходит полное оформление слоев кориума; четвертая стадия (от 3,5 до 4 месяцев) характеризуется интенсивным ростом уже закончивших формообразование структур и слоев, ростом волосяного стержня и выходом его на поверхность.

В опубликованной в 1948 г. работе А. А. Браун, касаясь развития соединительнотканной основы кожи зародышей свиньи, подробно излагает развитие начальных этапов дермального слоя, не затрагивая вопросов гистогенеза эпидермиса и его производных. О развитии кожи и волоса у плодов крупного рогатого скота известны лишь краткие сведения, касающиеся сроков появления волосяного покрова на различных участках кожи (Филиппов [13]).

В настоящей работе имелось в виду дать краткую характеристику развития отдельных элементов кожи плодов коров и свиней в сравнительном аспекте с развитием кожи овец, наметить основные сроки закладки и формирования отдельных структур, остановившись более подробно на изменениях внутри эпидермального слоя и его производных.

Материал и методика

В качестве объектов для настоящего исследования были использованы плоды телят и поросят, полученные с Московского мясокомбината им. Микояна. Всего было собрано 37 плодов крупного рогатого скота размером от 1,6 до 59 см длины и 23 свиных плода от 1,5 до 24 см. Длина тела промерялась от затылка до корня хвоста. Мелкие зародыши фиксировались целиком в 10%-ном формалине, а у более крупных вырезался из области бока кусочек размером 1—2 см². Из парафиновых блоков приготовляли вертикальные срезы 6—8 μ толщины, которые окрашивались гематоксилином Караччи с докрашиванием эозином и азаном. При микроскопическом анализе давалось общее описание структур кожи и производился ряд промеров, в числе которых учитывались: толщина кожи, эпидермиса и сетчатого слоя; глубина залегания волосяных корней и наибольший размер луковиц; ширина потовых и сальных желез. Производился подсчет корней волос на 1 мм² площади препарата вертикального среза. При изучении эпидермального слоя вычислялось количество рядов клеток и промерялся по горизонтали диаметр клеток росткового и поверхностного слоя.

Измерение толщины кожи производилось окулярмикрометренной линейкой по вертикали от поверхности до кровеносных сосудов, расположенных на границе сетчатого и подкожного слоев. При измерении глубины залегания корней волос брался промер от поверхности кожи до основания волосяного сосочка. За ширину секреторных отделов желез принимался обычно наибольший диаметр просвета потовой и диаметр дольки сальной. Для каждого показателя производилось не менее 16 измерений. Отдельные стадии развития эпидермального слоя и корней волос были зарисованы при помощи рисовального аппарата Аббе.

Кожа крупного рогатого скота

Формирование слоев кожи. У зародышей крупного рогатого скота при длине тела 1,6—1,7 см кожа не дифференцирована, богата мезенхимными клеточными элементами фибробластоподобного типа, равномерно расположенными по всему дермальному слою. Слабо развитые кровеносные сосуды наблюдаются только в районе будущего подкожного слоя. В сосудах среди форменных элементов крови преобладают ядерные эритроциты.

У плодов в 4—5 см намечается обособление подкожного слоя. Кровеносные сосуды там развиты хорошо. В подкожной мускулатуре различаются миобласты с образующимися внутри них миофибриллами.

Начальная дифференцировка слоев кожи отмечается у плодов при длине 10—14 см. Появляется различие в характере распределения соединительнотканных клеток. Под эпидермисом располагаются в горизонтальном направлении безотростчатые клетки типа «подэпидермальных», описанных ранее для овец (Диомидова [3]). В более глубокой части кожи, на месте будущего сетчатого слоя, фибробласты распределяются под углом друг к другу так, что своими отростками образуют мелкие квадраты. Преколлагеновые волокна, резко выступающие при окраске азаном, комплектуются в косицы. Кровеносные сосуды, распределенные равномерно в коже у плодов меньших размеров, образуют теперь на границе между будущим сетчатым и промежуточным слоями густую сеть сосудов. Подкожная мускулатура находится на стадии развития мышечных столбиков.

Дальнейшая дифференцировка слоев кожи и коллагеновых структур происходит у плодов размером от 16 до 30 см. Появляются типичные пучки коллагеновых волокон, располагающиеся в виде мощных перекрестов по всему сетчатому слою, образуя, таким образом, вязь коллагена. В промежуточном, или пилярном, слое значительного развития достигают волосяные фолликулы и потовые железы. Количество и диаметр

кровеносных сосудов также заметно увеличиваются. Отдельные сосуды в диаметре достигают $10{,}15 \times 8{,}3\ \mu$. Окончательно формируется кожа у плодов при 45—57 см длины.

В период роста наблюдается непрерывное утолщение кожи, что видно из табл. 1. Кожа плодов 3 см длины, представляющая собой еще не дифференцированный мезенхимный пласт, имеет в среднем $168{,}3\ \mu$ толщины, а ко времени появления волосяного покрова и полного обособления слоев достигает $1448{,}5\ \mu$.

Таблица 1

Изменение толщины кожи с возрастом у плодов крупного рогатого скота

Размер плода в см	Толщина кожи в микронах
1—3	168,3
4—13	322,9
14—23	442,5
24—33	648,0
34—43	984,5
44—53	1448,5

Из табл. 1 видно, что толщина кожного покрова у плодов крупного рогатого скота увеличивалась почти в 10 раз. Общая толщина всего кожного слоя за этот период увеличивается в 10 раз.

Гистогенез эпидермиса и его производных. До начала внутритканевой дифференцировки кожи эпидермис представлен в виде одного слоя эпителиальных клеток, что показано на срезе кожи зародыша размером 1,6 см (рис. 1).

По мере роста плода и развития кожного покрова происходит разрастание эпидермиса за счет увеличения слоев. Двух-трехслойный эпидермис (рис. 2) у плода 7,5 см длины становится 7-слойным (рис. 3) у

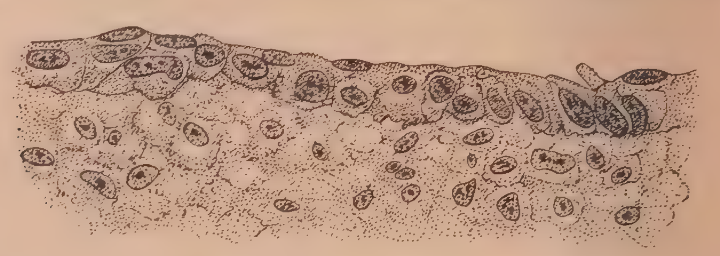


Рис. 1. Однорядный эпидермис кожи зародыша теленка, размер зародыша 1,5 см

плода длиной 14 см и достигает 9 слоев (рис. 4) у плода размером 36 см. При дальнейшем увеличении размеров тела плода в эпидермис

Таблица 2

Изменение толщины эпидермиса у плодов крупного рогатого скота

Размер плода в см	Толщина эпидермиса в микронах	Число слоев клеток	Состояние эпидермиса и волосяного зачатка
1—2,2	9,36	1	Однослойный
2,3—7,9	13,88	2—3	Многослойный
8—14	31,0	4	Внутриэпителиальный зачаток
15—25	36,2	5	Образование фолликул
26—39	83,6	6—9	Образование луковицы
40—54	55,22	4—6	Отслаивание эпидермиса
55—59	15,8	1—2	Выход волос

отмечается обратное явление, связанное с уменьшением количест[ва] слоев до 1—2, что показано на рис. 5 среза кожи плода размером 57 с[м]

Изменение многослойности соответственно сказывается и на промерах эпидермиса. В табл. 2 даются промеры общей толщины эпидермиса и число клеточных слоев в нем у плодов разной величины.

Из табл. 2 и представленных рисунков следует, что изменение в толщине эпидермиса сопутствует изменению в строении клеточных слоев. Максимальных размеров достигают клетки поверхностных слоев и весь

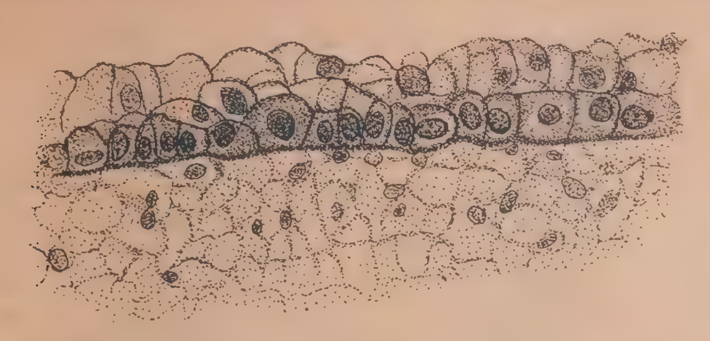


Рис. 2. Двуслойный эпидермис кожи плода теленка, размер плода 7,5 см

эпидермис у плодов, имеющих длину тела около 36 см (рис. 4). Диаметр эпидермиса у них равен 112,5 μ, а средняя длина клеток около 30 μ.

В течение эмбриогенеза клеточные элементы эпидермального слоя претерпевают ряд изменений, сводящихся к полной кератизации поверхностных рядов и последующей редукции эпидермиса, отмечаемой у пло-



Рис. 3. Многослойный эпидермис кожи плода теленка, размер плода 14 см

дов 55—59 см длиной (рис. 5). Явление кератинизации в значительной степени сходно с наблюдаемым у овец (Диомидова).

Появление многослойности сопровождается увеличением размеров клеток поверхностных слоев в сторону их уплощения (рис. 3), а затем разбухания. Границы клеток утолщаются. Отмечается пикноз ядер и кератинизация плазмы, что и приводит к полной дегенерации. Отслаивание происходит последовательно. Вначале слущивается верхняя кайма, затем опадают ороговевшие чешуйчатообразные клетки внутренних рядов, оставляя в составе эпидермиса 1—2 ряда клеток росткового слоя (рис. 6).

Одновременно происходят изменения и в клетках росткового слоя. Сохраняя нормальное строение и камбиальные свойства, они меняют свою форму и размеры. В начале развития эпидермиса наблюдается кубическая и призматическая форма, которая сменяется цилиндрической и к моменту редукции эпидермиса вновь становится призматической.

В табл. 3 представлены промеры длины клеток росткового и поверх-



Рис. 4. Многослойный эпидермис кожи плода теленка, размер плода 36 см

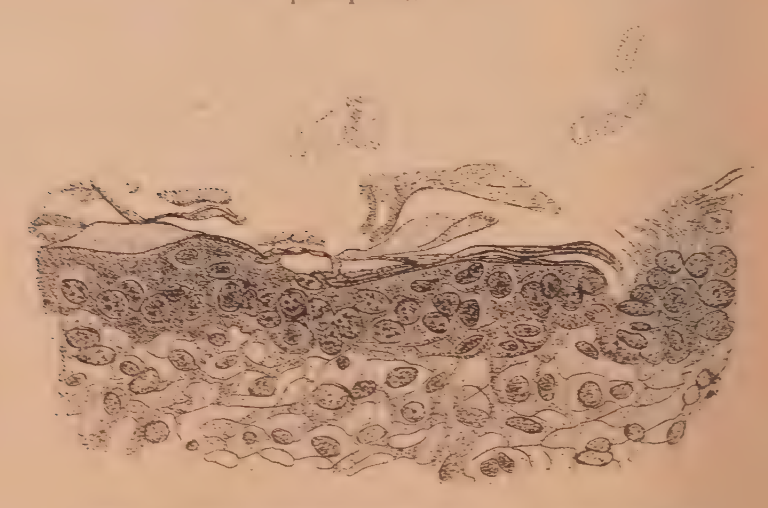


Рис. 5. Отслаивание эпидермиса в коже плода теленка, размер плода 57 см

ностного слоев у отдельных плодов, имеющих развитие волосяного покрова на разных стадиях.

Из табл. 3 следует, что длина клеток росткового слоя уменьшается у плодов, имеющих длину от 17 до 36 см (в это же время наблюдается

уменьшение клеток и поверхностного слоя). Этот период гистогенеза эпидермиса соответствует врастанию эпителиальных волосяных зачатков в глубь соединительной ткани дермального слоя и образованию фолликулов, с последующей дифференцировкой корня.

Увеличение размеров клеток поверхностных рядов продолжается до момента отслаивания, за исключением периода образования волосяных

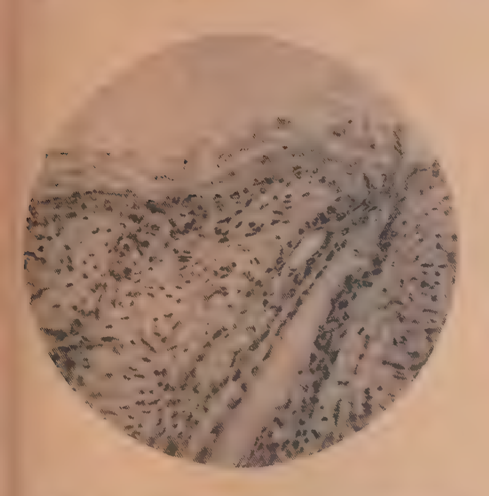


Рис. 6. Отслаивание эпидермальных клеток кожи плода теленка, размер плода 59 см

Рис. 7. Закладка волосяных фолликулов в коже плода теленка, размер плода 14 см

фолликулов, когда так же, как и в ростковом слое, отмечается их сужение (рис. 3).

Первые зачатки волос появляются внутри росткового слоя эпидермиса у плодов 9—14 см длины. Последующее погружение их внутрь соединительнотканного слоя, образование и рост в длину фолликулов осуществляется у плодов в течение роста тела до 25 см (рис. 7). Фолликулы в

Таблица 3

Изменение длины клеток эпидермиса с возрастом у плодов крупного рогатого скота

Размер плода в см	Толщина эпидермиса в микронах	Длина клеток росткового слоя в микронах	Длина клеток поверхностного слоя в микронах	Состояние корневой части волос
1.7	10.32	7,00	—	
2.3	13.92	5,60	—	
7.5	21.16	10,22	18,2	Внутриэпидермальный зачаток
10	23.50	7,20	12,18	» »
13	34.20	6,16	23,66	» »
17	33.14	4,20	19,60	Фолликул
25	48.47	3,64	19,74	»
30	63.60	5,88	33,60	Образование луковиц
36	74.95	5,32	31.20	Рост стержня
59	16.05	7,56	—	Прорезывание волос

первое время расположены наклонно, образуя с поверхностью кожи острый угол в 20—30°, но впоследствии выправляются.

Дифференцировка волосяных фолликулов в направлении образования луковиц, волосяных сумок и канала протекает довольно быстро, и у пло-

дов при 36—39 см эти процессы в основном закончены. Развитие стержневой части волоса и выход его на поверхность кожи наблюдались у плодов, достигших в длину 46—59 см.

Рост корневой части волос у плодов крупного рогатого скота в течение гистогенеза продолжается непрерывно. Данные табл. 4 указывают, что длина корневой части волоса увеличивается почти в 10 раз.

Таблица 4

Рост корней волос у плодов

Состояние корневой части волос	Размер плода в см	Длина корня в микронах	Плотность корней на 1 мм²
Внутриэпителиальный зачаток	9—14	64,39	4—6
Волосяной фолликул	15—25	125,30	10—14
Образование луковиц	26—35	261,54	23,5
Рост стержня волос	36—45	334,29	26,2
Прорезывание волос	46—59	538,29	23,6

Потовые железы закладываются в верхней трети корневой части волоса еще на стадии фолликула у плодов, имеющих около 20 см длины. Эпителиальная стенка фолликула образует трубкообразный вырост, который довольно скоро увеличивается, врастая параллельно фолликулам в глубь кожи. У плодов 47 см потовые железы достигают уровня базальной части фолликула и происходит дифференцировка секреторного отдела, в результате чего обособляется выводной проток, внутри базальной части железы появляется полость. Сальные железы появляются позже потовых. В коже плодов 30 см они представлены еще в виде одноклеточных зачатков в устье волосяного фолликула и окончательную форму железистых долек приобретают у плодов только при 47 см длины.

В результате проведенного наблюдения за развитием кожи у плодов крупного рогатого скота можно наметить отдельные сроки формирования слоев и структур.

Формирование кожи и развитие волос происходят у плодов крупного рогатого скота в процессе увеличения их длины от 4 до 57 см, что соответствует возрасту от 2 до 6 месяцев (Студенцов [13]).

Начальные стадии обособления слоев кожи, врастание эпителиальных зачатков волос и желез в глубь соединительнотканного слоя и образование фолликулов происходят в период роста плода от 14 до 25 см, что соответствует четвертому месяцу стельности.

Образование волосяной луковицы, секреторных отделов желез и вязи коллагена осуществляется у плодов, имеющих длину тела около 36 см, т. е. на пятом месяце.

Полное оформление всех слоев кожи, стержня волоса происходит у плодов, достигающих 57—59 см, т. е. около 6 месяцев.

Кожа свиньи

Формирование слоев кожи. Согласно имеющимся в литературе данным (Браун [2]), дифференцировка однородной закладки дермы происходит у плодов свиней при длине в 11 см. В дальнейшем имеет место переход от мезенхимальной стадии развития дермы к десмальной и идет прогрессивное увеличение мощности волокнистых структур.

По моим наблюдениям, это осуществляется значительно раньше; так, характерное для отдельных слоев расположение фибробластов и появление тончайших преколлагеновых волокон в межклеточном веществе отмечается у плодов в 6—8 см.

Более четкая внутридермальная дифференцировка слоев и формирование пучков коллагеновых волокон наблюдаются у плодов, имевших длину

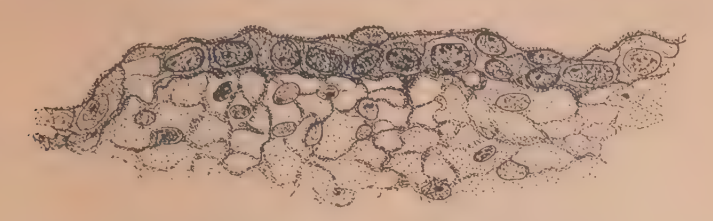


Рис. 8. Однослойный эпидермис кожи зародыша поросенка, размер зародыша 1,5 см

тела 14—18 см. Вполне оформленный вид, с волосяным покровом, кожа принимает у поросят, достигших 20—24 см.

Толщина кожного слоя в начале периода дифференцировки тканевых структур у поросят в 6—7 см равняется 460,73 μ, а к моменту полного оформления кожи, наступающему у поросят при 24 см, достигает 1056 μ. Увеличение толщины кожи с ростом плода представлено в табл. 5, откуда следует, что в течение дифференцировки слоев и структур кожи общая толщина ее возрастает только в два раза.

Таблица 5

Рост кожи у плодов свиней

Размер плода в см	Толщина кожи в микронах
6—7	460,73
8—10	574,6
11—15	748,77
16—20	1000,64
21—24	1056,0

К моменту появления щетины на поверхности пилярный слой с корнями волос и железами сильно разрастается, занимая 79,2% общей толщины кожи. Сетчатый же слой составляет четвертую часть всей кожи и построен из рыхло расположенных тонких пучков коллагеновых волокон. Собственно кожа (дерма) переходит без резкой границы в подкожный слой.

Гистогенез эпидермиса и его производных. Однослойный эпидермис с клетками кубической формы, представленный на рис. 8, характерен для плодов поросят длиной 1,5—2,5 см. Первые признаки многослойности отмечены у зародышей в 3 см. На рис. 9 изображен эпидермис плода в 8 см, у которого вполне различимы три ряда клеток, существенно отличающиеся по форме. Клетки росткового слоя в большинстве цилиндрические, а поверхностные — вытянутые по горизонтали. Это различие становится значительным в эпидермисе у более крупных плодов. На рис. 10 изображен срез эпидермиса плода в 14 см, где можно видеть, каких огромных размеров достигают клетки поверхностных рядов, число которых доходит до 8. Отчетливо выделяется ростковый слой, состоящий пока из одного ряда клеток.

Дальнейшие изменения в эпидермисе сводятся к увеличению клеток поверхностных рядов, кератинизации клеточных границ, дегенерации ядра и цитоплазмы и отпадению их. В результате уплощения клеток образуется ороговевшая кайма, которая изображена на срезе кожи плода в 17 см (рис. 11). Мальпигиев слой к этому времени разрастается до 5 рядов клеток. Граница между мальпигиевым слоем и ороговевающими элементами эпидермиса становится очень резкой. Затем происходит отслаи-



Рис. 9. Многослойный эпидермис кожи плода поросенка, размер плода 8 см



Рис. 10. Изменение поверхностных клеток эпидермиса в коже плода свиньи, размер плода 14 см



Рис. 11. Образование ороговевшей каймы в эпидермисе плода свиньи, размер плода 17 см

вание всех поверхностных рядов клеток, что показано на рис. 12, изображающем состояние эпидермиса у плода в 23 см.

Процесс отпадения ороговевшей каймы совпадает с прорезанием волос щетины на поверхность кожи. Это можно наблюдать на рис. 13, где дан срез кожи плода в 20 см.

Остающийся после редукции эпидермис представляет собой многослойный эпителий со свойственными ему слоями, как-то: ростковым, мно-

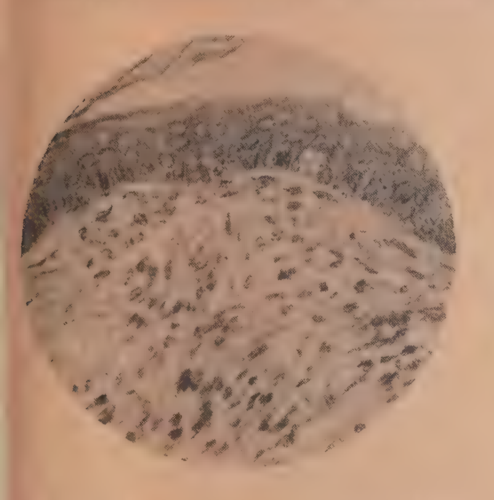


Рис. 12. Строение эпидермиса кожи плода свиньи, размер плода 23 см



Рис. 13. Выход стержня щетины на поверхность кожи плода свиньи, размер плода 20 см

гогранным, зернистым с гранулами кератогиалина в плазме клеток и чешуйчатым. Такой эпидермис показан на рис. 12.

В табл. 6 представлены промеры толщины эпидермиса и число слоев клеток, его составляющих, у плодов разной величины, с указанием степени развития зачатков волос.

Таблица 6

Изменение толщины эпидермиса с возрастом у плодов свиньи

Размер тела плода в см	Толщина эпидермиса в микронах	Число слоев клеток	Состояние эпидермиса и корня волос
1—3	10,13	1—2	Однослойный
4—7	35,46	3	Многослойный с волосяными зачатками внутри
8—10	53,77	4—6	Волосяной фолликул
11—15	64,52	7—8	Дифференцировка луковицы
16—20	83,67	7—8	Отслаивание эпидермиса
21—25	45,32	4—5	Прорезывание волос на поверхность

Из табл. 6 следует, что утолщение эпидермиса в течение эмбриогенеза свиньи значительно изменяется. Утолщение продолжается до выхода волос щетины на поверхность кожи. Однослойный эпителий у зародыша свиньи в 1,5 см равен 10,13 μ, а восьмислойный эпидермис у плодов в 20 см достигает 83,67 μ, увеличиваясь более чем в 8 раз. В период прорезывания стержня щетины количество слоев клеток и общая толщина всего эпидермального слоя в целом уменьшаются вдвое.

Измерения длины клеток (их диаметры) росткового и поверхностного слоев позволили установить некоторые закономерности в изменении их формы и размера (табл. 7).

Таблица 7

Изменение длины клеток эпидермиса у плодов свиньи

(размеры клеток в микронах)

Слой	Длина плода в см				
	1—3	4—10	11—15	16—20	21—25
Ростковый	10,92	7,58	6,72	4,9	5,95
Поверхностный	—	26,07	43,83	52,5	64,4

У плодов в 4—10 см длина клеток поверхностных слоев больше в 4 раза, а у плодов в 16—20 см в 10,5 раза чем в ростковом слое. В клетках росткового слоя не заметно столь резко выраженной тенденции к уплощению, однако изменение формы имеет место. Наблюдающееся в течение гистогенеза эпидермиса уменьшение длины клеток почти в два раза указывает на их сужение.

Подобно тому, как это отмечалось у плодов крупного рогатого скота, изменение формы и размеров клеток росткового слоя у плодов свиньи совпадает с процессами формообразования щетины. Первые зачатки волос щетины наблюдались внутри росткового слоя эпидермиса кожи у плодов в 6 см; они располагались довольно редко, в среднем на 1 мм^2 препарата 4 зачатка. Образование волосяных фолликулов, начинающееся с врастания внутриэпителиального зачатка в соединительную ткань дермального слоя кожи, отмечено у плодов, имеющих в длину от 8 до 10 см. В коже плода в 9 см виден погружающийся в соединительную ткань волосяной зачаток, площадь врастания достигает 56,44 μ. Дальнейшее развитие корня щетины происходит по тому же приблизительно типу, как это известно для волос млекопитающих вообще. По мере роста в длину фолликула осуществляется формирование волосяных сумок, канала и луковиц, после чего следует рост стержня.

Дифференцировка волосяных луковиц в корневой части щетины отмечалась у плодов в 14 см. Одновременно с образованием луковиц внутренние слои клеток фолликула дегенерируют и подготавливаются условия для продвижения к поверхности стержня щетины. Волосяной сосочек внутри луковиц очень хорошо выражен. У плодов длиной 20 см можно видеть стержни внутри сформированных волосяных сумок, уже приблизившиеся к поверхности кожи (рис. 13).

Необходимо отметить специфическое для свиней строение волосяных сумок. В период начального роста стержня щетины в наружной соединительнотканной сумке корневых влагалищ, вокруг луковиц, усиленно развиваются участки, богато снабженные кровеносными капиллярными и соединительнотканными клеточными элементами типа гистиоцитов. Подобные образования представлены на рис. 14, изображающем срез кожи плода в 24 см. Расширенные корни волос занимают бо́льшую часть сетчатого слоя кожи плода свиней и придают ему соответствующую рыхлость структур. Выход стержня щетины на поверхность отмечен у плодов 23—24 см длиной, кожа которых в целом уже оформлена.

При изучении развития корневой части щетины у свиньи в эмбриональный период были произведены измерения длины корней и ширины луковиц с целью ориентировочного установления их изменчивости в свя

зи со степенью дифференцировки. Приведенные в табл. 8 цифровые данные показывают, что с момента образования луковиц до прорезывания стержня щетины на поверхность кожи происходит увеличение луковицы более чем в два раза, а длины корня — в полтора.

Таблица 8

Рост корней щетины у плодов свиньи

Состояние корневой части щетины	Размер плода в см	Длина корня в микронах	Ширина луковиц в микронах	Плотность корней на 1 мм²
Образование волосяной луковицы	11—15	444,8	61,42	9,3
Рост стержня волоса	16—20	552,0	85,49	8,9
Прорезывание волоса на поверхность	21—25	773,92	131,14	4,0

Развитие железистого аппарата в коже плодов свиньи происходит одновременно с развитием корней щетины. Потовые железы, в виде трубчатых образований, закладываются у плодов в 8—10 см. Дифференцировка выводного и секреторного отделов потовых желез отмечена у плодов при 14 см длины тела. В сальных железах у этих плодов наблюдается выделение секрета. У плодов длиной 20 см потовые железы достигают уровня луковиц и образуется несколько изгибов секреторных отделов. Следует отметить, что общие размеры долек сальных желез и полости секреторных отделов потовых желез у плодов свиньи по сравнению с таковыми у ягнят и телят значительно меньше. Так у плодов, имеющих длину 24 см, ширина секреторных отделов потовых желез равняется 26,54 μ, а наибольший диаметр дольки сальной железы — 34,86 микрона.

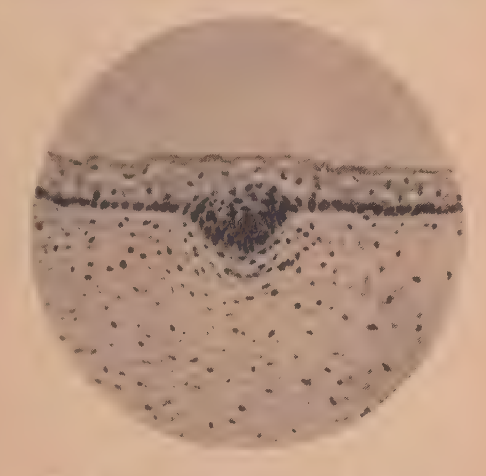


Рис. 14. Строение сетчатого слоя в коже плода свиньи, размер плода 24 см.

Волосяной покров у плодов свиней отличается значительной редкостью. Из табл. 8 следует, что в период дифференцировки луковиц отмечено 9,3 фолликула, а в период прорезывания стержня на поверхность на тот же участок приходилось только 4 корня. Хотя настоящее исследование не может считаться исчерпывающим, однако следует все же отметить, что появление новых зачатков волос щетины у плодов очень ограничено.

В итоге изучения плодов свиньи удалось установить сроки развития их отдельных элементов.

Период формирования кожи продолжается в течение роста плода от 3 до 23 см, что соответствует, по данным Губаревича [5], возрасту от 1,5 до 4 месяцев, т. е. 2,5 месяцам. За это время толщина кожи увеличивается в два раза.

Дифференцировка клеточных элементов и волокнистых структур в дерме и появление внутри эпителия зачатков волос щетины происходят у плодов, длина тела которых 6—8 см, т. е. в возрасте около 2 месяцев.

Образование волосяных фолликулов, потовых желез и намечающееся обособление слоев кожи осуществляются в течение роста плода от 9 до 13 см, т. е. на 3-м месяце эмбриональной жизни.

Формирование пучков коллагеновых волокон, дифференцировка корневой части на луковицы и волосяные сумки, а также образование секреторных отделов желез имеют место у плодов размером от 14 до 18 см, или в начале 4-го месяца.

Выход стержня щетины на поверхность кожи, редукция поверхностных слоев эпидермиса характерны для плодов, размер тела которых составляет от 19 до 25 см, т. е. в конце 4-го месяца супоросного периода.

Обсуждение результатов исследований

Поскольку мы исходим из представления о единстве онтогенетического и филогенетического развития организмов, установление общих закономерностей эмбрионального развития кожи у разных животных представляет несомненный интерес с точки зрения происхождения отдельных ее компонентов. Б. С. Матвеев [10], изучая изменение хода онтогенетического развития первичных зачатков покровов у рыб, рептилий, птиц и млекопитающих, отметил большое сходство их между собой и установил происхождение волос из первичных зачатков чешуевидных органов. Он рассматривает разнообразие защитных органов покровов как результат сдвигов, происходящих при взаимодействии эпидермального и мезодермального зачатков в онтогенезе этих органов. Причиной же сдвигов, по мнению Б. С. Матвеева, следует считать влияние тех условий, в которых протекает развитие животных.

У коров и свиней кожа в период формирования проходит последовательно те же стадии, что были установлены ранее для овец (Диомидова [3]). Различная длительность утробного периода естественно отражается на скорости развития как организма в целом, так и отдельных его систем и органов. Для окончательного формирования кожи и волосяного покрова у телят требуется 4 месяца, а у овец и свиней все процессы, связанные с этим, протекают в течение 2,5 месяца.

В связи с этим представляет интерес сопоставить сроки прохождения отдельных стадий развивающейся кожи у плодов крупного рогатого скота, овец и свиней. В табл. 9 приводится размер плодов и ориентиро

Таблица 9

Развитие кожи и волос у плодов сельскохозяйственных животных

Состояние гистоструктур кожи	Крупный рогатый скот		Овцы		Свиньи	
	размер тела в см	возраст в мес.	размер тела в см	возраст в мес.	размер тела в см	возраст в мес.
Дифференцировка клеток внутриэпителиального и соединительнотканного слоя	9—14	2	4—12	2	6—8	2
Начало обособления слоев кожи, рост волосяных фолликулов и желез	15—25	4	13—15	2,5	9—13	2,5
Образование корней волос, секреторных отделов желез и вязи коллагена	26—36	5	16—25	3,5	14—18	3,5
Рост стержня волоса и выход его на поверхность кожи (в районе бока)	37—57	6	26—35	4	19—23	4

вочно с этим возраст их в соответствии с состоянием гистоструктуры кожи. Из этих данных следует, что дифференцировка клеточных элементов на ранних стадиях развития происходит в одном возрасте у всех трех плодов, которые, однако, имеют при этом различные размеры тела. Так, у крупного рогатого скота плод 14 см длиной, а у свиньи 7 см — характеризуются одинаковым состоянием развития структур кожи.

Начало обособления слоев и разрастание эпителиальных зачатков волос и желез в глубь соединительной ткани осуществляется у овец и свиней к 2,5 месяца, а у телят к 4 месяцам, что указывает на отставание в развитии кожи у последних. Процессы формообразования в корневой части волос и сетчатом слое показывают еще более существенные отклонения у крупного рогатого скота. Выход стержня волос на поверхность у телят задерживается на 2 месяца по сравнению с ягнятами и поросятами. На различия в развитии плодов крупного рогатого скота и овец указывают С. Н. Боголюбский [1] и Г. А. Шмидт [15].

Несмотря на то, что закладка и дальнейшее развитие кожи и волос у овец и свиней происходят приблизительно в одни и те же сроки, общий ход развития и их структура у поздних плодов существенно различаются между собой и особенно у плодов крупного рогатого скота.

Изучение гистогенеза эпидермиса у плодов помесных овец (Диомидова [3]) дало возможность установить три периода изменений эпидермального слоя, связанные вначале с его ростом в толщину, увеличением количества рядов клеток и их дифференцировкой, характерной для многослойного эпителия, затем с появлением кератинизации и дегенеративных процессов внутри эпидермиса и, наконец, отслаиванием почти всех поверхностных слоев, за исключением росткового. Преобразование эпидермиса в утробном периоде, наблюдаемое у ягнят (Диомидова [3]), отмечено также у телят и поросят, но в различной степени. Редукция эпидермиса, выражающаяся в отслаивании поверхностных рядов у плодов овец, происходит в два приема: вначале отпадает поверхностный, чешуйчатый слой, затем пласт глубже лежащих клеток до росткового. У плодов телят наблюдается постепенное слущивание превращающихся в чешуйки клеток. У свиных же плодов вся ороговевшая кайма отслаивается целиком, не распадаясь на отдельные чешуйки; эпидермис в коже свиней остается в виде типичного плоского многослойного эпителия со всеми свойственными ему слоями, в то время как у ягнят и телят он состоит из одного-двух рядов клеток.

Наблюдаются отличия при формировании соединительнотканных структур и росте сетчатого слоя. Формирование вязи коллагена в районе будущего сетчатого слоя в виде расположения пучков коллагеновых волокон отмечается у плодов крупного рогатого скота и овец на ранних стадиях развития. К моменту выхода стержня волос на поверхность сетчатый слой состоит из плотной вязи коллагена, занимающей по отношению к общей толщине кожи у плодов телят 64,6%, а у овец — 35,2%. У плодов же свиньи сетчатый слой характеризуется исключительно рыхлым расположением волокнистого вещества, слабо выраженными коллагеновыми структурами и почти полным отсутствием вязи к тому же сроку. Сетчатый слой производит общее впечатление недоразвитости, отличается незначительной толщиной, составляя 26,8% всей толщи кожи у 4-месячного плода.

В развитии корней волос существенные особенности отмечаются у плодов свиней. Ранние закладки щетины отличаются большим размером внутриэпителиальных зачатков и редким их расположением в коже. Обращают на себя внимание усложнения в строении волосяных сумок. Наличие в наружной волосяной сумке скоплений кровеносных сосудов и свободноподвижных клеток типа гистиоцитов, а также хорошо развитый сосочек несомненно создают соответствующие благоприятные условия для развития и роста толстых волос щетины. Предположение о при-

сутствии специфических структур и образований, обеспечивающих развитие волос щетины, высказывает в своей работе В. Львов [9].

Наряду с развитием грубых волос щетины у плодов свиней отмечается очень редкий волосяной покров. Закладка и развитие корней волос у плодов крупного рогатого скота в основном протекают по тому же типу, что и у плодов овец. Зачатки волос закладываются в течение эмбрионального периода несколько раз. Первыми появляются грубые остевые волосы, закладывающиеся наиболее глубоко в коже, имеющие широкие луковицы с хорошо развитым сосочком. У плодов овец около 4 месяцев закладываются корни пуховых волос, располагающиеся группами поверхностно, с небольшой луковицей у каждого корня.

Период выхода стержней волос на поверхность соответствует в основном конечному этапу формирования кожи, между тем степень развитости отдельных структур и слоев у телят, поросят и ягнят неодинакова. В табл. 10 приводятся цифровые данные промеров слоев, корней волос и желез у изученных плодов. Из этих цифр следует, что наиболее полного развития к данному периоду достигает кожа плодов крупного рогатого скота, имеющая наибольшую толщину как всего слоя в целом, так сетчатого особенно. Однако, несмотря на длительный срок беременности у коров, размеры секреторных отделов желез и длина корней волос не имеют той величины, которой они достигают у овец при меньшем периоде роста. То же можно сказать в отношении развития кожи плодов овец и свиней, имеющих сравнительно одинаковый срок дифференцировки кожи, между тем у плодов свиньи отмечается значительная недоразвитость сетчатого слоя. Все это указывает на специфичность развития кожи у исследованных животных, проявляющуюся у плодов на ранних стадиях. В коже плодов свиней и ягнят отмечается более глубокое залегание корней по сравнению с кожей крупного рогатого скота. Здесь необходимо оговорить, что данные выводы относятся только к исследованным животным.

Таблица 10

Промеры кожи и ее производных у плодов крупного рогатого скота, овец и свиней

Показатели	Крупный рогатый скот	Овцы	Свиньи
Толщина в микронах:			
Кожи	1524,0	1322,0	1056,0
Эпидермиса	15,8	15,7	45,32
Сетчатого слоя	985,71	464,8	282,18
Длина корней волос в микронах	538,29	857,2	773,92
Ширина в микронах:			
Волосяных луковиц	121,18	81,6	131,14
Потовых желез	36,69	40,16	26,56
Сальных желез	49,8	64,8	34,86

Более тонкие луковицы волос оказываются у плодов овец. Промеры долек сальных желез и просветов секреторных отделов потовых желез показали, что железистый аппарат достигает больших размеров у овец.

Эпидермис в коже плодов свиней оказался втрое толще, чем у ягнят и телят. Эта особенность в строении кожи плода свиньи находится, очевидно, в связи с особенностью ее шерстного покрова. Редкий волосяной покров, наблюдающийся у свиней, не может обеспечить соответствующую защиту организму и компенсируется многослойным эпителием.

Изменения, происходящие в процессе развития эпителиального слоя, находятся в тесной связи с отдельными этапами гистогенеза волоса, что удалось проследить в эмбриогенезе кожи всех трех исследуемых животных. Отмечено изменение в форме и размерах клеток росткового слоя эпидермиса, связанное с различными периодами развития корней волос (табл. 3 и 7). Редукция поверхностных слоев эпидермиса совпадает с прорезыванием стержня волос на поверхность кожи.

Подобные же наблюдения были сделаны Еленой Гиббс, установившей непосредственную связь изменений структуры слоев эпидермиса с образованием первичных волос в процессе развития кожи у мышей и сумчатых (Gibbs [18]). Относительно коррелятивных связей эпидермиса и волоса у взрослых животных пишет В. Б. Дубинин [4], который, наблюдая за линькой пера и волос, обнаружил большое сходство этого процесса у птиц и млекопитающих, связанное с одновременной сменой волос и эпидермиса кожи.

Заключение

Сравнительно-эмбриологическое исследование плодов крупного рогатого скота, овец и свиней позволило установить общие закономерности морфологического строения и развития кожи и ее дериватов, выявив при этом специфические родовые особенности. Процессы формирования кожи и волос у всех исследованных плодов проходят через сходные стадии, и общей чертой является наличие взаимосвязей в развитии волосяного покрова и эпидермиса.

Корреляция между эпидермальным слоем и состоянием волос проявляется: 1) в изменении размеров клеток росткового слоя в зависимости от стадии развития корня волос, 2) в наличии связи между выходом стержня волоса на поверхность кожи и редукцией эпидермиса, 3) в изменении толщины эпидермиса в связи с плотностью шерстного покрова.

Специфические отличия в развитии кожного покрова у плодов крупного рогатого скота, овец и свиней проявляются в сроках прохождения отдельных стадий и конечного этапа — образования кожи и волоса. При формировании эпидермального, сетчатого слоев и корневой части волоса наблюдается ускорение хода дифференцировки и роста отдельных структур в коже плодов овец и свиней по сравнению с плодами крупного рогатого скота.

Настоящее исследование является попыткой подойти к установлению отдельных этапов развития кожи и ее производных у сельскохозяйственных животных, что могло бы послужить известным ориентиром для дальнейших работ в этом направлении с более углубленной детализацией на строго датированном материале.

Литература

1. Боголюбский С. Н., О некоторых общих и частных закономерностях онтогенетического развития овец, Изв. АН СССР, сер. биол., 3, 1948.— 2. Браун А., Развитие соединительнотканной основы кожи, Сб. памяти акад. А. А. Заварзина, 1948.— 3. Диомидова Н. А., Развитие кожи овец в эмбриональном периоде, Тр. ИМЖ АН СССР, вып. 4, 1951.— 4. Дубинин В. Б., Процессы линьки у наземных позвоночных животных, Зоол. журн., т. XXIV, вып. 3, 1950.— 5. Губаревич Я. Г., Акушерство, гинекология, Сельхозгиз, 1948.— 6. Дьячков И. Н., Стояновская В. П., Мухамедова Л. Д., Толмакова Г. М., Влияние различного кормления овец на развитие плода и формирование каракульского завитка, Тр. ВНИИК, 4, 1950.— 7. Заварзин А. А., Об эволюционной динамике тканей, Арх. биол. наук, 36, 1934.— 8. Заварзин А. А., Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани, вып. 1, 1945.— 9. Львов В., Сравнительное исследование и описание волоса, щетины и иглы у млекопитающих и пера у птиц, Уч. зап. Моск. ун-та, 1884.— 10. Матвеев Б. С., О происхождении чешуйчатого покрова и волос у млекопитающих, Зоол. журн., т. XXVIII, вып. 1, 1949.— 11. Никольский Н. Ф., К вопросу об образовании завитка у каракульских смушков, Бюлл. зоотехн. оп. ст. «Чапли», № 7, 1932 — 12. Положенцева Т. Д., К вопросу о строении каракульского смушка в

связи с качеством завитка, Бюлл. зоотехн. оп. ст. «Чапли», № 6, 1931.— 13. Студенцов А. П., Ветеринарное акушерство и гинекология, 1949.— 14. Филиппов, Тр. Туркменского филиала АН СССР, 1946.— 15. Шмидт Г. А., Очередные задачи экологической эмбриологии, Усп. совр. биологии, т. XXXI, вып. 2, 1951.— 16. Duerden J. E. a. Ritchie M. J., Development of the merino wool fibre, S. Afr. J. Sc., vol. XXI, 1924.— 17. Fraser Doris, The development of the skin of the back of the albino rat until the eruption of the first hair, Anat. Rec., vol. 38, No. 2, 1928.— 18. Gibbs Helena, A study of the development of the skin and hair of the australian opossum Trichosurus vulpercular, Proc. Zool. Soc., ser. B, vol. 108, 1938.— 19. Lapière, de S., La sone limité entre l'epiderme et le derme chez l'homme et chez l'embryon de mouton, Arch. Biol., T. h., fasc. 1, 1939.— 20. Wildmann A. B., Coat and fibre development in some British sheep, Proc. Zool. Soc., part II, 1932.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ ПИЩУХ (OCHOTONA DAURICA) И КРОЛИКОВ (ORYCTOLAGUS CUNICULUS L.)

Б. С. МАТВЕЕВ и В. В. ПОПОВА

Кафедра зоологии и сравнительной анатомии позвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Еще Дарвин в своих трудах подчеркивал большое значение для процесса видообразования закономерности наследования признаков в соответствующем периоде индивидуального развития и значение сдвигания этого наследования при изменении условий существования (Матвеев [5]). Если условия развития из поколения в поколение остаются сходными, то признаки появляются в онтогенезе в том же периоде индивидуального развития, в котором они появились впервые. Если же условия жизни и развития нового поколения меняются, то процесс развития тоже изменяется, меняется время закладки органа, темпы развития, процесс метаболизма. Эти изменения приводят к новому состоянию структуры и функции органа, в результате чего появляются новые формы. Именно этот принцип был положен И. В. Мичуриным в основу переделки сортов плодовых культур.

Специфичность условий на разных стадиях развития является основным положением теории стадийности акад. Т. Д. Лысенко.

На современном, мичуринском этапе развития биологии изучение процесса возникновения новых признаков в индивидуальном развитии и условий их возникновения является важнейшей актуальной задачей. Если мы будем знать, когда и при каких условиях в индивидуальном развитии возникают изменения, мы научимся управлять процессом видообразования.

Наше исследование ставит своею задачей сопоставить ход онтогенеза двух близко родственных форм, отличающихся хорошо выраженными морфологическими особенностями. В качестве объекта нами взяты два представителя двупарнорезцовых грызунов (Duplicidentata) — кролика (Oryctolagus cuniculus L.), как наиболее хорошо изученного представителя сем. Leporidae и пищухи (Ochotona daurica Pall.), как представителя древнего и примитивного сем. Lagomyidae.

Изучение морфологических особенностей в связи с биологией представителей семейств Lagomyidae и Leporidae по литературным данным (Колосов и Бакеев [2], Наумов [7], Огнев [8], Цыбегмит [12]) позволяет сказать, что пищуха в своей морфологии сохранила много древних признаков, соответствующих некогда жившим родоначальным предкам. Однако специфика приспособленности их к питанию сухим кормом выработала ряд особенностей в строении жевательного аппарата для перетирания этой пищи. Кролики, как представители сем. Leporidae, имеют ряд

общих признаков с зайцами. Более подвижный образ жизни и приспособленность к движениям прыжками обуславливают удлинение конечностей, укрупнение глаз и ушных раковин, а также более сильное развитие мышц. С другой стороны, у кроликов, в связи с норным образом жизни, вероятно вторично (Цыбегмит [12]), развился конвергентно с пищухами ряд особых приспособлений к рытью (например, почти одинаковой длины пальцы, в отличие от разных по длине пальцев зайцев). Кроме того, пищуха и кролик сохраняют общие черты в биологии размножения: они рождают голых и слепых детенышей, в отличие от зайцев, рождающих не на 30-й, а на 52-й день зайчат, вполне подготовленных к самостоятельному питанию.

Был изучен следующий материал. Мы имели серию точно датированных по срокам беременности зародышей кроликов, собранных в разное время. Из них стадии возрастом 12, 15 и 17 суток были фиксированы в спирту, стадии возрастом 14, 20, 21 и 22 суток были фиксированы в сулеме с уксусной кислотой и потом переведены в спирт, стадии 24 и 26 дней фиксированы в формалине.

По пищухам было 12 маток беременных самок, фиксированных в формалине. В результате вскрытия 12 маток было добыто 60 зародышей, дающих возможность сделать заключение о количестве детенышей в помете: четыре матки имели по четыре зародыша, четыре по пяти, остальные четыре матки имели по три, восемь, шесть и семь зародышей. Таким образом, большинство самок имело четыре-пять зародышей. Эти данные близки к литературным данным (Формозов [13], Павлов [9], Гайский и Алтарева [1]), причем все авторы указывают на несколько пометов в год. Зародыши пищух по общему габитусу сходны с крольчатами, они родятся голые, слепые и беспомощные.

Ввиду отсутствия точных данных о сроках беременности пищух возможность установления истинного возраста эмбрионов исключалась. Для возможности сопоставления сходства и различий между зародышами кроликов и пищух было проведено тщательное сравнение степени развития зародышей по их внешним признакам. Были приняты во внимание общее состояние кожных покровов и зачатков вибрисс и волос, степень дифференцировки передних и задних конечностей и всех органов головы (нос, рот, глаза, ушные раковины и т. д.). Зародыши пищух были распределены по соответствию с зародышами кролика на 30 дней беременности. Отобранные таким образом две параллельные серии зародышей были подвергнуты тщательному изучению, взвешиванию и измерению. Средний вес и средние промеры вычислялись на основании веса и промеров минимум трех максимум восьми зародышей пищух и кроликов. Длина тела измерялась от кончика носа по изгибу спины до основания хвоста, длина конечностей — от места отделения от туловища по средней линии до конца пальцев. Индексы исчислялись по отношению к длине тела и выражены в промилле.

Материал по развитию пищух позволил поставить вопрос о различиях в развитии среди зародышей одного помета. Как известно, у многоплодных форм среди детенышей одного помета постоянно встречаются довольно большие различия в размерах, в степени роста и дифференцировки. Интересно было выяснить, в какой период онтогенеза возникают эти различия, являются ли они заложенными еще в половых клетках родителей или они возникают в течение развития в зависимости от различий в условиях существования.

Расхождение признаков в онтогенезе пищух и кроликов

В работе В. Поповой [11] сходства и различия между зародышами пищух и кроликов сведены в таблицы по дням беременности, на основании датированного материала по кролику, и даны рисунки зародышей обеих параллельных серий. В настоящем сообщении мы в кратком виде суммируем эти данные и иллюстрируем их рядом графиков.

Хотя истинный возраст зародышей пищух нам неизвестен, но сходство в развитии признаков зародышей этих двух представителей близких семейств двупарнорезцовых грызунов подтверждает соответствие стадий их развития и дает возможность отметить переломный момент в их онтогенезе, когда резко выявляются отличительные особенности.

На стадии 12 суток (по кролику), несмотря на крупные различия в размерах и весе взрослых форм (пищуха в среднем 175 мм, кролик в среднем 370 мм), зародыши поражают своим сходством по всем видимым признакам (табл. 1). Вес зародышей (рис. 1) одинаков (0,02 г); размеры также весьма сходны (рис. 2); общая длина — 16 мм у пищухи и 17,1 мм у кролика. Длина конечностей также одинакова (рис. 3 и 4): передние — 1,5 мм, задние — 1,4 мм. Почти

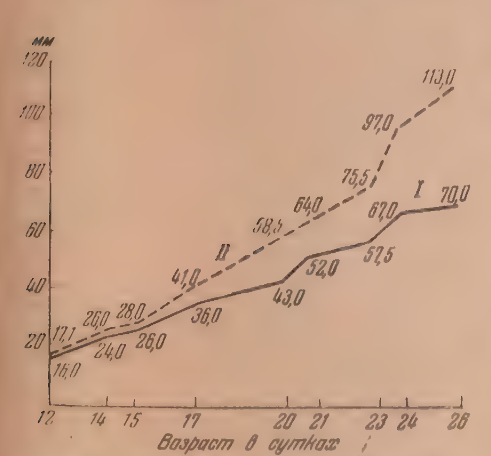


Рис. 1. Кривые роста длины тела зародышей пищух (*I*), и кроликов (*II*) от 12-го по 26-й день беременности (по кролику) в мм

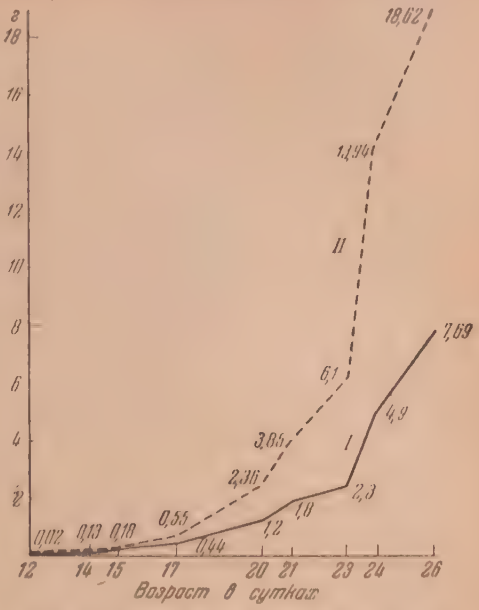


Рис. 2. Кривые роста веса тела зародышей пищух (*I*) и кроликов (*II*) от 12-го по 26-й день беременности (по кролику) в г

одинаковы длина хвоста — 1,5 мм у пищухи и 1,6 мм у кролика (рис. 6) — и диаметр глаза — 0,5 мм у пищухи и 0,6 мм у кролика (рис. 5). Однако имеется различие в количестве сегментов тела — у пищухи их 42, а у кролика — 50.

На стадии 14 суток (по кролику) сходство зародышей пищух и кроликов также сохраняется (табл. 1). Вес зародышей одинаков — 0,13 г., общая длина тела очень близка — у пищухи 24 мм, у кролика 26 мм, длина передних конечностей одинакова — 2 мм, длина задних конечностей — 1,9 мм и 2 мм, диаметр глаза — 0,8 мм и 1 мм. Появляется различие в длине хвоста: 1,5 мм у пищухи и 3 мм у кролика. Зародыши пищух отличаются от таковых кролика еще тем, что у первых на дорзальной стороне тела возникают зачатки волосяных сосочков, которые у кролика появляются в возрасте 15 суток.

На стадии 15 суток (по кролику) при большом сходстве стадий развития, различия, отмеченные на предыдущей стадии, сохраняются. Вес зародышей одинаков — 0,18 г. Общая длина тела — 26 мм у пищухи и 28 мм у кролика, длина передних конечностей — 2,9 и 3,0 мм, длина задних конечностей — 2,9 и 3 мм, диаметр глаза — 1,5 и 1,9 мм. Ушные раковины, которые на этой стадии поддаются учету, совершенно одинаковы: длина — 0,7 мм, ширина — 0,8 мм. Длина хвоста еще более резко расходится — 1,9 мм и 3,5 мм.

На стадии 17 суток (по кролику) наступает переломный момент в темпах роста и дифференцировки зародышей пищух и кроликов (см. кривые на рис. 1—5). Развитие у кролика, несмотря на приведение возраста пищух по срокам беременности к дням беременности по кролику, по всем показателям измерений и веса опережает развитие у пищухи, и это раз

Таблица 1

Таблица измерений зародышей пищух (П) и кроликов (Кр) по дням беременности (по кролику)

Показатели	12 суток		14 суток		15 суток		17 суток		20 суток		21 сутки		23 суток		24 суток		26 суток	
	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр	П	Кр
Вес тела в г	0,02	0,02	0,13	0,13	0,18	0,18	0,44	0,55	1,20	2,36	1,80	3,85	2,30	6,10	4,90	13,96	7,69	18,62
Общая длина тела в мм	16,0	17,1	24,0	26,0	26,0	28,0	36,0	41,0	43,0	58,5	52,0	64,0	57,5	75,5	67,0	97,0	70,0	113,0
Длина передних конечностей в мм	1,5	1,5	2,0	2,0	2,9	3,0	3,1	3,6	4,0	7,0	5,0	9,0	6,0	9,5	8,0	14,5	9,0	16,5
Длина задних конечностей в мм	1,4	1,4	1,9	2,0	2,9	3,0	3,6	4,0	5,0	9,5	7,5	11,6	8,0	14,7	13,0	19,4	13,0	25,0
Длина хвоста в мм	1,5	1,6	1,5	3,0	1,9	3,5	1,0	3,2	0,3	5,7	0	6,0	0	6,2	0	8,5	0	7,5
Диаметр глаза в мм	0,5	0,6	0,8	1,0	1,5	1,9	1,0	2,0	1,4	2,5	1,6	3,0	2,0	3,0	3,0	4,8	3,4	6,5
Длина ушной раковины в мм	—	—	—	—	0,7	0,7	0,9	1,9	1,3	2,0	1,8	3,0	2,0	5,0	3,0	7,0	3,0	8,0
Ширина ушной раковины в мм	—	—	—	—	0,8	0,8	2,5	2,0	2,2	2,0	2,8	3,0	3,2	3,5	5,0	5,0	5,0	6,7

личие в дальнейшем развитии прогрессирует. Вес тела пищухи — 0,44 г, кролика — 0,55 г, общая длина пищухи —36 мм, а кролика — 41 мм, длина передних конечностей — 3,1 и 3,6 мм, длина задних конечностей — 3,6 и 4,0 мм, длина хвоста — 1 и 3,2 мм, диаметр глаза — 1 и 2 мм, ушные раковины у пищухи — длина 0,9, ширина 2,2 мм, а у кролика — 1,9 и 2 мм. Конечности кролика более рельефны; четче выражены места коленного и локтевого суставов, а также зачатки пяточного бугра. Пальцы в основном обособлены, но у кролика, в отличие от пищухи, в задних конечностях совсем не сохранилось остатков перепонки, соединяющей пальцы между собой. Кожа тех и других плотнее, чем на предыдущей стадии, зачатки волосяных сосочков у пищух более рельефны, чем у кролика.

На стадии 20 суток (по кролику) расхождение онтогенеза пищух и кроликов идет еще дальше. Из таблицы измерений ясно видно, что на 20-е сутки, по сравнению с возрастом 17 суток, наступает резкое расхождение темпов роста и дифференцировки в ряде ведущих органов кроликов, как более прогрессивной группы по сравнению с пищухами. Так, вес кролика на 17-е сутки превышал вес пищухи на 20%, а на 20-е сутки он превышал его уже в два раза; дальше это нарастание прогрессирует до соотношения в три раза на 24-е сутки. По длине тела пищуха прибавляет с 17 по 20-е сутки 20%, а кролик 40%. Очень резко начинают проявляться различия в передних и задних конечностях, в форме головы и всего тела. Хорошо выражены различия в строении морды: у кролика морда вытянута сильнее, чем у пищухи. Глазное яблоко у кролика более выпукло, чем у пищухи. Ушные раковины у кролика имеют удлиненную форму, а у пищухи — округлую. Шея кролика в виде тонкого перехвата; у пищухи этого перехвата нет и ши-

рина шейного отдела равна ширине головы и спины. У кролика заметны места плечевого, локтевого, коленного и тазобедренного сустава. У пищухи заметны лишь места коленного и локтевого суставов в виде бугорков на соответствующих местах тела, но зато рельефен пяточный бугор, хотя и менее, чем у кролика. Наблюдается дальнейшее выпрямление спины, доходящей у кролика, в отличие от пищухи, почти до прямой линии. Хвост кролика по длине равен его стопе, у пищухи хвост еле заметен.

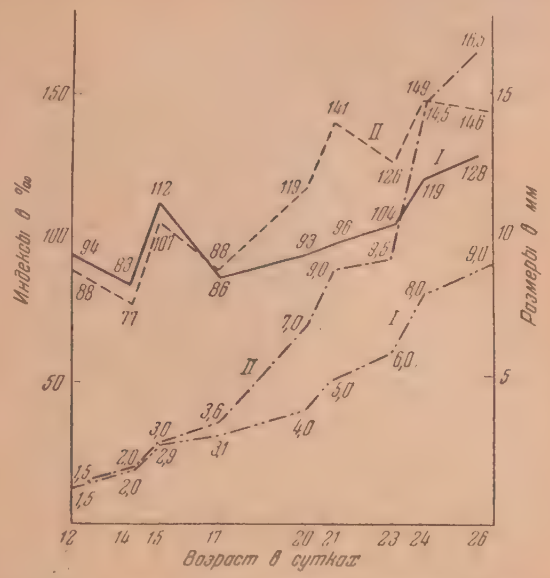


Рис. 3. Кривые роста передних конечностей зародышей пищух (*I*) и кроликов (*II*) от 12-го по 26-й день беременности (по кролику)

Нижние кривые — абсолютный рост, верхние кривые — индексы относительного роста к длине тела

На стадии 21 суток (по кролику) по величине кролик почти вдвое превосходит пищуху. Надглазничные отростки лобных хрящей кролика уже дают характерную форму голове — крутую; у пищух форма головы поката. Морда пищухи более плоская, а у кролика вытянута вперед. Спинка носа кролика выпуклая, у пищухи более плоская. Глазное яблоко кролика рельефнее выступает на поверхности морды. Шея кролика тонкая и ясно отделяет голову от остальной части туловища. У пищухи внешне шея не выражена. Заостренные уши кролика торчат, а округлые уши пищухи прилежат к голове. У кролика места всех суставов передних и задних конечностей хорошо заметны. У пищухи место локтевого сустава в виде легкого бугорка, а коленный сустав можно прощупать, нажимая ребром препаровальной иголки. Плечевой и тазобедренный суставы у пищухи без вскрытия обнаружить нельзя. Хвост кролика по длине равен стопе, а у пищухи хвост отсутствует.

На стадии 23 суток (по кролику), в отличие от почти прямой постановки тела кролика, тело пищухи изогнуто серповидно. На округлой голове пищухи выдается лишь бугорок носа, у кролика же морда вытянута вперед и над глазами заметны бугорки, образованные надглазничными отростками лобных хрящей. У кролика, если смотреть в профиль, есть изгибы шеи и спины, у пищухи линия от головы до хвостового отдела идет полукругом, без выемок. Ушные раковины пищухи плотно прижаты к голове, а у кролика они торчат. Передние конечности кролика отстоят от тела свободно на протяжении кисти и предплечья. У пищухи свободна лишь кисть и треть предплечья, остальная часть передней конечности как бы погружена в тело. Задняя конечность кролика свободна на протяжении стопы и голени, а у пищух свободна стопа и треть голени, остальная часть задней конечности, как и передней, погружена в тело.

На стадии 24 суток (по кролику) тело пищухи по величине вдвое меньше кролика. У тех и других появляются щечные вибриссы. Еще ярче, чем на предыдущих стадиях, выступает разница в форме головы. У пищухи она плоская и широкая, а у кролика рельефная, с довольно крутым подъемом лба. Глазное яблоко выдается сквозь кожу в виде крупного холма у кролика и в виде легкого вздутия у пищухи. Оконча-

тельно оформлены рисунки рта тех и других. Передние и задние конечности пищухи плотно прижаты к телу. Ни передние, ни задние свободные конечности кролика не соприкасаются с телом. Крупный пяточный бугор у кролика направлен несколько назад, у пищухи этого нет. Хвост кролика по длине равен трем четвертям стопы. У пищухи хвоста нет. В тазовой части тело кролика утолщено, а у пищухи тело примерно одинаковой толщины на всем протяжении от головы до хвостового отдела.

На стадии 25 суток (по кролику) в форме головы наблюдаются те же отличия, что и на предыдущей стадии, но глазное яблоко кролика становится менее выпуклым. Щечные вибриссы кролика длиннее и толще, чем у пищухи. У кролика они расположены продольными параллельными рядами, а у пищухи — в виде концентрических окружностей. У кролика есть одна подглазничная вибрисса, а у пищухи имеются лишь зачатки подглазничных вибрисс в виде мелких точек, плохо видимых невооруженным глазом. Передние конечности пищухи напоминают ласты — они плоски и прилежат к телу. Задние конечности ее тоже прилежат к телу. Передние и задние конечности кролика рельефны и стоят свободно.

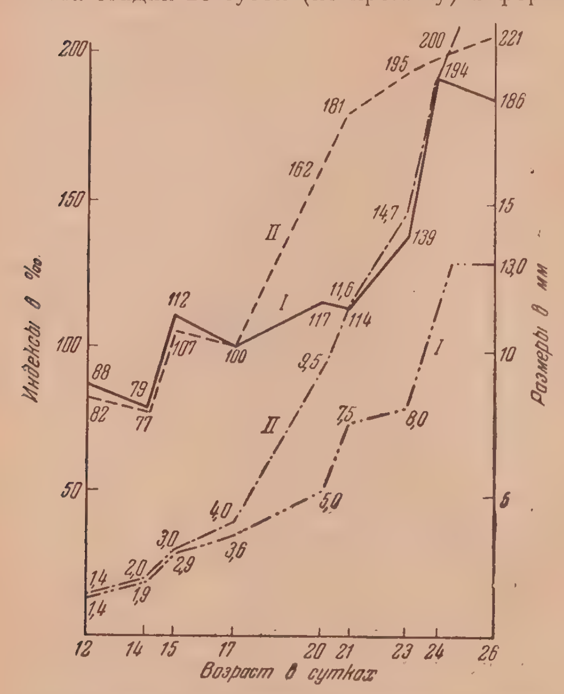


Рис. 4. Кривые роста задних конечностей зародышей пищух (*I*) и кроликов (*II*) от 12-го по 26-й день беременности (по кролику)

Нижние кривые — абсолютный рост, верхние кривые — индексы относительного роста к длине тела

Для более наглядного сопоставления сходств и различий в онтогенезе пищух и кроликов вышеуказанные измерения представлены в виде кривых. На рис. 1 представлены кривые веса, а на рис. 2 кривые общей длины. Из сравнения этих кривых ясно видно отмеченное выше весьма интересное зародышевое сходство и по весу и по размерам на ранних стадиях развития у пищух и у кроликов. Только на 17-й день начинают выявляться в онтогенезе специфические видовые (вернее, систематические в пределах семейства) особенности пищух и кроликов. Эти особенности в дальнейшем развитии нарастают, так что обе кривые размеров тела как веса, так и общей длины, постепенно расходятся все дальше. Кролик, начиная со стадии 17 суток, обгоняет пищуху в росте в арифметической прогрессии. Та же закономерность видна и на кривых роста отдельных органов, отражающих в себе адаптивные особенности этих животных. На рис. 3 и 4 представлены кривые роста передних и задних конечностей, которые у пищух и кроликов наиболее ярко отражают биологические особенности их образа жизни. Нижние кривые абсолютного роста по своему направлению сходны с кривыми общей длины и веса и дают полное совпадение до возраста 15 суток, а начиная с 17 суток выявляются различные темпы роста у бегающих пищух и прыгающих кроликов.

Верхние кривые на рис. 3 и 4 показывают относительный рост конечностей по отношению к общему росту тела. На этих кривых более четко, чем на кривых абсолютного роста, отражаются изменения в темпах роста по суткам беременности.

Между 12 и 14 сутками имеет место ослабевание темпа роста передних и задних конечностей обоих видов относительно роста тела. Между 14 и 15 сутками — резкое усиление их роста, а между 15 и 17 сутками — опять резкое затухание у той и другой формы. Такие скачки в росте не случайны и, видимо, связаны с максимумом и минимумом процессов дифференцировки. Действительно, в период с 12 до 14 суток у тех и других конечности, представленные уплощенными почками, превращаются в ластообразные с намечающимся разделением отделов; в этот же период

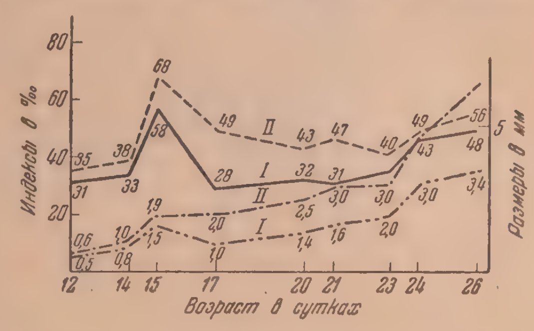


Рис. 5. Изменение глазного отверстия при развитии зародышей пищух (*I*) и кролика (*II*) от 12-го по 26-й день беременности (по кролику)

Нижние кривые — абсолютный рост, верхние кривые — индексы относительного роста к длине тела

исчезают жаберные щели, дифференцируются носовые и ротовые ямки, а также ушные отверстия. Именно в этот период появляются зачатки щечных вибрисс у пищухи и кролика и зачатки волосяного покрова у пищух. В период между 14 и 15 сутками, когда имеет место усиленный рост передних и задних конечностей обоих видов, резких качественных отличий между эмбрионами не наблюдается. Наконец, приостановление роста передних и задних конечностей между 15 и 17 сутками можно связать с наличием на 17-е сутки обособленных пальцев и с дальнейшей интенсивной дифференцировкой кожных покровов ушных раковин и ноздрей.

Со стадии 17 суток наблюдается общее расхождение кривых роста передних и задних конечностей пищух и кроликов, так же, как это было в кривых роста всего тела. Конечности кролика по отношению к размерам тела с этого времени начинают расти значительно интенсивнее, чем у пищухи.

Что касается передних конечностей, то в период между 17 и 21 сутками беременности (по кролику) наблюдается лишь различие в интенсивности их роста, большей у кролика и меньшей у пищухи. При дальнейшем развитии, начиная со стадии 21 суток и до последней сравниваемой стадии 26 суток беременности, рост передних конечностей протекает неравномерно, то повышаясь на 21-е сутки, то снижаясь на 25-е сутки. Рост передних конечностей у пищухи идет более или менее равномерно. Иные соотношения наблюдаются в росте задних конечностей (рис. 4). Рост задних конечностей кролика идет очень интенсивно, в общем равномерно увеличиваясь в период с 17 до 26 суток; суточная разница в росте колеблется от 9 до 16%. В развитии же задних конечностей пищух наблюдается неравномерность, сходная с развитием передних конечностей у кролика, выражающаяся некоторым повышением роста на 21-й и 24-й дни беременности.

Изменение диаметра глазного отверстия и длины глазной щели (рис. 5) дает весьма сходную картину сходств и различий между пищухой и кроликом, какие наблюдаются в кривых роста и дифференцировки передних и задних конечностей. На нижних кривых абсолютного

роста, начиная со стадии 15 дней, наблюдается незначительное расхождение кривых, нарастающее к концу утробного периода. На кривых индексов относительного роста выявляются те же повышения и понижения, что и на передних конечностях на 15, 21 и 24-е сутки, причем эти изменения темпов роста у обоих представителей почти совпадают. Это является подтверждением того, что наблюдаемые изменения в кривых роста отражают общее соотношение между ростом и дифференцировкой всего развития организма в целом.

Ушные раковины, будучи сходными по размеру на 15-е сутки, начиная с 17-го дня развиваются в разных направлениях (см. табл. 1). У кролика идет прогрессивное разрастание ушных раковин в длину, рост же в ширину, вплоть до стадии 20 суток, отстает от пищухи и лишь на 21-й день обгоняет ее. Наибольшая интенсивность роста ушных раковин и у пищух и у кролика падает на период между 23 и 24 сутками утробного развития, что согласуется с общим повышением роста по весу, по общей длине и по росту передних и задних конечностей.

Иные соотношения встречаются в развитии хвоста. На рис. 6 представлены кривые его роста, причем верхние кривые являются данными абсолютного роста, а нижние — индексы относительного роста к общей

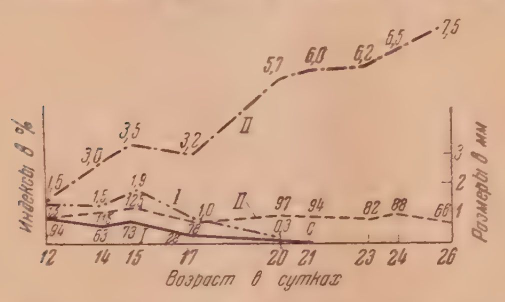


Рис. 6. Кривые роста длины хвоста зародыша пищух (*I*) и кроликов (*II*)

Верхние кривые — абсолютный рост, нижние кривые — индексы относительного роста к длине тела

длине. Только на стадии 12 суток (по кролику) имеется сходная величина — 1,5 мм у пищухи и 1,6 мм у кролика, далее идет резкое расхождение. В величинах абсолютного роста у кролика идет постепенное удлинение хвоста с некоторыми подъемами усиленного роста на 15, 21 и 24-е сутки, соответственно общему прогрессивному росту зародыша в эти периоды. Развитие же хвоста пищухи лишь на стадии 15 суток дает небольшой прирост — 1,9 мм, вместо 1,5 мм на 12 и 14-е сутки, а затем наступает процесс обратного развития: на 17-е сутки длина хвоста 1,0 мм, на 20-е сутки 0,9 мм и далее полная редукция.

Нам осталось упомянуть о развитии волосяного покрова и вибрисс. При изучении внешней формы зародышей пищух и кроликов можно видеть, что, несмотря на рождение почти голых детенышей, у тех и других развитие зачатков волос начинается очень рано: у пищухи со стадии 14, а у кролика со стадии 15 суток. В дальнейшем, как указывалось выше, кролик в развитии волосяного покрова отстает от пищухи примерно на 1 сутки. Вибриссы, наоборот, у кролика растут более интенсивно, чем у пищухи. Вибриссы, имеющие значение при лактации у слепых детенышей, при нахождении на ощупь соска (Матвеев [4]), уже в 26-е сутки достаточно развиты у тех и других, причем у кролика они плотнее и длиннее чем у пищухи.

О различиях в развитии среди зародышей одного помета у пищух

При вскрытии маток пищух нами были обнаружены вариации в росте и дифференцировке среди зародышей одного помета. Для изучения данного вопроса был проведен учет длины и веса каждого зародыша соответственно положению его в матке, т. е. у основания матки или ближе к яйцеводам и отдельно в правом и левом роге. Всего было исследова-

девять маток, отобранных соответственно возрасту зародышей кролика и датированных по дням беременности кролика от 12 до 26 суток. Полученные данные сведены в табл. 2. В результате взвешивания и измерения длины тела было обнаружено, что, начиная с 17 дней, зародыши, находящиеся в конце правого и левого рогов маток, легче по весу и меньше по длине тела, чем зародыши, расположенные в начале этих рогов. На ранних стадиях (12, 14, 15 суток по кролику) таких различий не наблюдается.

Таблица 2

Различия в весе и размерах зародышей в зависимости от положения в матке

Стадия по кролику (сутки)	Правый рог			Левый рог		
	№ зародыша	Вес в г	Размер в мм	№ зародыша	Вес в г	Размер в мм
12	1	0,02	16,0	1	0,02	16,0
	2	0,02	16,0	2	—	—
14	1	0,13	24,0	1	0,13	24,0
	2	0,13	24,0	2	0,13	24,0
	3	0,13	24,0	3	0,13	24,0
	4	0,13	24,0	4	0,13	24,0
15	1	0,18	26,0	1	0,18	26,0
	2	0,18	26,0	2	0,18	26,0
17	1	0,45	36,1	1	0,43	36,0
	2	0,44	36,0	2	0,43	36,0
	3	—	—	3	0,42	35,5
20	1	1,3	43,2	1	1,2	43,0
	2	1,1	43,0	2	1,2	42,7
21	1	1,8	52,0	1	1,8	52,0
	2	1,8	52,0	2	1,7	52,0
23	1	2,5	58,0	1	2,4	58,5
	2	2,3	57,2	2	2,2	57,0
	3	—	—	3	2,18	57,0
24	1	5,5	67,1	1	4,6	66,8
	2	5,0	67,0	2	4,5	66,6
	3	4,7	66,8	3	—	—
26	1	8,66	71,7	1	8,2	71,3
	2	7,28	70,0	2	7,2	70,0

То же отмечает Ибсен (Ibsen [14]) при изучении роста зародышей одного помета у морских свинок. Показатели веса у зародышей морских свинок одного помета начинают расходиться лишь после 25 дней развития (из 70 дней беременности морской свинки). Интересно отметить, что состояние плаценты в те же сроки дает значительно большее расхождение в показателях веса.

Кроме того, бросается в глаза разница в весе и длине тела между соответствующими зародышами правого и левого рогов матки, особенно на поздних стадиях развития. В пределе одной матки зародыши правого рога несколько крупнее зародышей левого рога. Однако из последнего положения исключением является зародыш № 1 левого рога на стадии 23 суток: по длине тела он не меньше зародыша № 1 правого рога, а больше его на 0,5 мм, хотя в весе подобного отношения не наблюдается (по весу он на 0,1 г легче соответствующего зародыша правого рога).

Возник вопрос, не отстают ли зародыши, находящиеся в конце рогов, будучи по весу и длине тела меньше зародышей начала рогов матки, в своем развитии от более крупных в той же матке. Как было указано выше, различия в длине и весе были обнаружены (см. табл. 2) только

начиная со стадии 17 суток; на стадиях 12, 14, 15 суток таких различий среди зародышей одной матки не наблюдается. Для определения возраста зародышей были взяты те же наружные признаки, что и при сопоставлении стадий развития пищух и кроликов. Такое сопоставление дало результаты, представленные в табл. 3.

Таблица 3

Различие в зрелости зародышей в зависимости от положения в матке

Зародыши начала маток	Зародыши конца маток
Стадия 17 суток	
На передних конечностях нет „плавательных" перепонок	На передних конечностях у основания пальцев сохранились следы „плавательных" перепонок
Волосяные сосочки распространены по всей дорзальной стороне тела	Волосяные сосочки на дорзальной стороне тела занимают меньшую площадь (примерно на четверть)
Стадия 20 суток	
Есть зачатки когтей в виде бугорков на передних и задних конечностях	Бугорки когтей менее рельефны, особенно на задних конечностях
Сосочки щечных вибрисс четко выражены	Сосочки щечных вибрисс выражены менее четко и поле их уже
Стадия 21 суток	
На зачатках когтей передних конечностей по дорзальной стороне у основания заметна пигментация	На зачатках когтей передних конечностей пигментации нет
Сосочки щечных вибрисс крупные	Сосочки щечных вибрисс мельче
Стадия 23 суток	
Когти передних конечностей пигментированы целиком достаточно густо	Когти передних конечностей пигментированы слабо
Волосяные сосочки распространены по всему телу	Волосяных сосочков на узком пространстве вентральной стороны нет
Стадия 24 суток	
Волосяные сосочки рельефны в одинаковой степени по всему телу	Волосяные сосочки вентральной стороны нечетки
Есть щечные вибриссы	Щечные вибриссы реже и несколько короче
Стадия 26 суток	
Волосяной покров отсутствует на узкой части вентральной стороны	Волосяной покров короче. Вентральная полоска, где отсутствует волосяной покров, шире

Таким образом, можно заключить, что эмбрионы пищух конца рогов матки отстают в развитии от зародышей, лежащих у основания матки: менее четко выражены точки вибрисс, слабее развиты волосяные сосочки, в обособлении пальцев и развитии когтей наблюдается отставание.

Представляет большой интерес определить, каковы причины неодинакового роста и дифференцировки зародышей одного помета. У нас для полного ответа на данный вопрос нет достаточных данных; однако на некоторые вопросы можно ответить. Отсутствие различий в росте и дифференцировке на ранних стадиях развития до 17 суток дает право сделать заключение, что причиной встречаемых различий не является разновременность оплодотворения при зачатии. Отсутствие различий на стадиях 12, 14 и 15 суток дает право сделать и второе заключение,– что различия не предопределены в зиготе, так как они наступают лишь в период скачка в процессе морфогенеза на 17-е сутки, когда происходит расхождение в онтогенезах пищух и кроликов.

Изучение различий в темпах роста и дифференцировки среди помета одной пары производителей у осетровых рыб в условиях искусственного их разведения показало (Матвеев [5]), что в кладках рыб индивидуальные вариации достигают очень больших размахов и остаются необратимыми. Удалось выяснить, что причиной этих различий является неодинаковое развитие желез внутренней секреции (гипофиза и щитовидной железы). У нас нет данных, чтобы объяснить теми же причинами различия среди зародышей одного помета у пищух, так как нет достаточных материалов для исследования.

Наиболее достоверным предположением причины неравномерности развития отдельных зародышей в пределах одной матки можно считать неодинаковое поступление питательных веществ из организма матери к отдельным зародышам, иначе говоря – различия в условиях существования зародышей. Г. Ибсен [14] отмечает значительные различия в весе тела у зародышей одного помета морских свинок, нами (со студенткой Э. Давыдовой) установлены значительные различия у зародышей одного помета крыс. При этом интересно отметить, что эти различия сохраняются и в дальнейшем развитии после рождения. Практика животноводства накопила громадный опыт по влиянию кормления на рост и развитие молоди. Наши данные показывают, что с тем же процессом мы сталкиваемся и у диких животных в естественной обстановке; это, как нам кажется, указывает пути для управления скороспелостью разводимых животных. Скороспелость является не унаследованным свойством, а приобретенным под влиянием условий жизни организма в индивидуальном развитии и закрепляемым в последующих поколениях.

Заключение

Сравнительное изучение сходств и различий в росте и дифференцировке зародышей пищух и кроликов дает возможность сделать ряд важных заключений о возникновении в эмбриональном развитии особенностей, характеризующих различные систематические группы.

1. Морфологические особенности у пищух, отличающие взрослых животных, появляются в эмбриональном развитии скачкообразно. Первая половина эмбрионального развития, вплоть до 17-го дня по кролику из 30 дней его беременности, дает весьма наглядный пример зародышевого сходства как свидетельства единства родства и единства происхождения обоих подсемейств от общего корня. На 17-й день в развитии кролика наступает переломный момент, расхождение признаков в онтогенезе, нарастающее в дальнейшем развитии. Однако зародышевое сходство не есть выражение метафизического закона К. М. Бэра о последовательном появлении признаков от общих к частным. Наравне с зародышевым сходством веса, длины, состояния дифференцировки органов (конечностей, органов чувств) – на самых ранних стадиях развития наблюдается различие в количестве сегментов тела, что отражается с самого же начала на темпах развития хвоста. Нельзя объяснить последовательность появления признаков в онтогенезе толкованием законов К. М. Бэра

А. Н. Северцовым, указывающим, что признаки древние выявляются в онтогенезе раньше, чем признаки поздние. Укороченный хвост пищух признак новый, но выявляется он в онтогенезе прежде всего. Здесь перед нами пример возникновения признаков при видообразовании путем изменения хода индивидуального развития. Здесь перед нами пример закона Дарвина о наследственной передаче в соответствующем возрасте. Как было указано Матвеевым [5], Дарвин еще в «Очерке 1844 г.» писал: «В какой бы период жизни ни появилась какая-либо особенность (могущая наследоваться), вызвана она действием внешних условий в зрелом возрасте или каким-либо воздействием на первичный зародышевый пузырек, она, по всей вероятности, стремится вновь появиться у потомка в соответствующий период жизни» [т. III, стр. 106].

2. Наличие переломного момента в развитии кролика при сопоставлении его с пищухой находит свое подтверждение в ряде других случаев. Так, например, в эмбриональном развитии птиц у зародыша курицы между 8-м и 9-м днем инкубации наступает резкий качественный скачок в процессе морфогенеза конечностей, когда в течение одних суток развития зачаток передней конечности, имеющий вид пятипалой лапы, как у зародыша рептилий, преобразуется в крыло птицы, а зачаток задней конечности приобретает вид ноги птицы. При эмбриональном развитии дятла нога зародыша в течение двух суток инкубации преобразуется от типичной анизодактильной лапы птицы с тремя пальцами вперед в зигодактильную лапу дятла с двумя пальцами, направленными вперед, и четвертым пальцем, отогнутым назад (Познанин [10]).

3. Объяснение данного процесса отклонения развития в определенный период онтогенеза при отсутствии выявления различия на более ранних стадиях можно найти в теоретических положениях мичуринского учения. Еще в 1915 г. И. В. Мичурин в статье «По поводу неприменимости законов Менделя в деле гибридизации» указывал, что отклонение в развитии гибридных сеянцев происходит под воздействием внешних влияний (климатических факторов, того или иного состава почвы, местоположения и т. д.). Ту же мысль развивает акад. Т. Д. Лысенко в работе «О наследственности и ее изменчивости»: живые тела, соответственно своей природе, избирают из окружающей внешней среды различные условия, ассимилируют их, строят свое тело согласно закономерностям их индивидуального развития. Если организм не находит в окружающей среде тех или иных условий, требуемых природой, т. е. наследственностью, то данный процесс или признак не развивается, вследствие отсутствия нужных условий внешней среды, т. е. нужного материала, из которого строится признак. Уклонения же превращений от нормы, т. е. от качества аналогичных превращений, происходивших в предыдущих поколениях, являются источником изменения породы, изменения наследственности.

5. Исходя из этого, можно высказать предположение, что в развитии кролика полное сходство с зародышами пищухи объясняется отсутствием нужных условий для выявления особенностей организации кроликов. Нужные условия создаются в онтогенезе, начиная с 17 дней беременности. Можно думать, что именно этот период является тем чувствительным периодом развития, когда под влиянием условий развития морфогенез уклоняется от исходного состояния в сторону. Следовательно, в опытах по воздействию на развитие через материнский организм не безразлично, когда ставить опыт. Экспериментаторам, ставящим опыты по управлению породообразованием кроликов, можно рекомендовать обратить особое внимание на период около 17 дней беременности для изменения породных признаков в ту или иную сторону.

6. Хорошим подтверждением высказанных положений является наличие различий в росте и развитии между эмбрионами в пределах одной матки у пищух. Отсутствие различий на ранних стадиях развития до 17 дней беременности, появление и дальнейшее нарастание этих различий,

начиная от переломного периода в возрасте 17 дней, указывает, что действительно даже небольшие отклонения в условиях развития влияют на темпы роста и дифференцировки. Отставание в росте и развитии зародышей конца рога матки можно объяснить неравномерностью поступления питательных веществ из организма матери, вследствие весьма больших вариаций в кровоснабжении беременной матки.

Литература

1. Гайский и Алтарева, Даурская пищуха как носитель инфекции на территории Забайкальского и Монгольского энзоотического очага, Изв. Гос. противочумн. ин-та Сибири и ДВК, т. V, Иркутск, 1944.— 2. Колосов А. М. и Бакеев Н. Н., Биология зайца-русака, изд. Моск. об-ва испыт. природы, 1947.— 3. Лысенко Т. Д., Агробиология, Сельхозгиз, 1948.— 4. Матвеев Б. С., О приспособлении к лактации у млекопитающих, Зоол. журн., т. XXI, вып. 3, 1942.— 5. Матвеев Б. С., Закон Дарвина о наследственной передаче в соответствующем возрасте и его роль в эволюции. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, Отд. биол., т. LI (6), 1946.— 6. Мичурин И. В., По поводу неприменимости закона Менделя в деле гибридизации, Избр. работы Мичурина, Сельхозгиз, 1941.— 7. Наумов С. П., Экология зайца-беляка, изд. Моск. об-ва испыт. природы, 1947.— 8. Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, т. IV. Грызуны, 1940.— 9. Павлов Е. Ф., Беременность кролика с экспериментальным многоплодием, Журн. общ. биологии, № 6, 1949.— 10. Познанин Л. П., Материалы по онтогенетическому развитию дятлов, I. Развитие внешней формы, Зоол. журн., т. XVII, вып. 2, 1938.— 11. Попова В. В., Морфологические различия и сходства между эмбрионами пищух и кроликов (дипломная работа, МГУ), 1951.— 12. Цыбегмит Дондошин, Сравнительный эколого-морфологический анализ организации пищух Монголии (диссертация), 1950.— 13. Формозов А. Н., Млекопитающие северной Монголии по сборам 1925 г., 1929.— 14. Ibsen H., Prenatal growth in guinea-pigs with special reference to environmental factors affecting weight of birth, J. Exp. Zool., vol. 51, No. 1, 1928.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

АДАПТИВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НОСОВОЙ ПОЛОСТИ ГРЫЗУНОВ

Т. В. САХАРОВА

Кафедра зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Интерес к изучению морфологии животных в свете адаптации за последнее время очень возрос. Перед морфологами все острее встает необходимость не только изучить строение и функции органов, но и дать объяснение причин этого строения.

В процессе эволюции животного мира идут приспособительные изменения формы и функции различных органов животного. Эти приспособления различны, но все они отвечают, в конечном итоге, условиям окружающей среды. Известно, что даже очень близкие по генетическому родству систематические группы характеризуются различными отношениями к среде. Это выражается в наличии различий в строении и функции их органов, приспособленных к различным условиям существования.

Систематики пользуются для характеристики систематических групп отдельными признаками, без анализа их адаптивного значения. Это происходит потому, что адаптивная морфология близких систематических групп еще мало изучена.

Путями, ведущими к пониманию причин разнообразия строения органов, является метод сравнения строения этих органов у разных видов. В настоящей работе, при изучении адаптивных особенностей морфологического строения носовой полости грызунов, сравнение проведено в двух направлениях. Один план сравнения — сопоставление морфологического строения носовой полости ряда грызунов, близких по генетическому родству. В этом случае все различия относятся на счет несходной биологии этих животных. Другой — сопоставление морфологического строения носовой полости грызунов разных и далеких систематических групп, имеющих сходный образ жизни. В этом случае все общее или похожее является результатом сходного образа жизни — сходным приспособлением к внешней среде (Матвеев [3]).

Знакомство с литературой по вопросам строения, физиологии, гистологии и развития носовой полости млекопитающих животных убеждает в том, что вопрос об адаптивных особенностях строения носовой полости грызунов еще не изучен. Имеется ряд работ с подробным описанием морфологии носовой полости отдельных представителей того или иного отряда или семейства млекопитающих. Стиль этих исследований — стиль обычных описательных морфологических работ.

Число работ, посвященных строению носовой полости грызунов, незначительно. Одна часть из них относится к гистологическим работам и освещает вопросы строения чувствующего эпителия носовой полости. Такими работами являются исследования: Брунна (Brunn [8]) на материале от кролика, крысы и мыши, Виолета (Violet [16]), Бромана

(Broman [7]), Карпилова [1] на материале лабораторных грызунов, Родольфо-Мазера (Rodolfo-Masera [16]) на материале от морской свинки и кролика. Эти гистологические исследования проведены без учета морфологического строения носовой полости и ее функции. Вторая группа работ посвящена вопросам закладки и развития носовой полости грызунов. Глас (Glas [10]) провел такое исследование на эмбрионах крысы.

Указания о морфологическом строении носовой полости крысы имеются в монографии по анатомии крысы Грина (Green [11]), но они касаются только скелета полости. В монографии по анатомии кролика Краузе (Krause [13]) есть данные о скелете носовой полости кролика. Описание носовой полости кролика и расположения в ней раковин дается в работе Войта (Voit [17]), который исследовал строение и развитие черепа этого вида.

Все эти работы отличаются тем, что из отряда грызунов авторы брали весьма ограниченное количество представителей. Исследовались чаще всего кролики, крысы, мыши и морские свинки. Наибольшее разнообразие представителей отряда грызунов имеется в работе Цукеркандля (Zuckerkandl [18]). Им исследовалось строение носовой полости зайца-беляка, кролика, белки, сурка, крысы, агути, нутрии, сони и морской свинки. Но исследование тоже велось только по скелетному материалу.

Встречены также указания о строении носовой полости грызунов в больших анатомических сводках Гегенбаура, Гертвига и Болка, Гепперта, Каллиуса, Лобуша (Gegenbaur [9], Hertwig [12], Bolk, Göppert, Kallius, Lobusch [6]) и в общей зоологии Плате (Plate [14]).

Носовая полость в организме имеет две функции — обонятельную и дыхательную. Роль обоняния в биологии млекопитающих очень велика. Ни в одном другом классе позвоночных животных строение органа обоняния не достигает такого высокого развития. Это выражается прежде всего в сложном строении обонятельных валиков. Значение обоняния в поведении млекопитающих животных многообразно. И в добывании пищи, и в защите от врагов, и при размножении — обоняние является одним из важнейших органов чувств. Дыхательная функция носовой полости также очень важна. Здесь вдыхаемый воздух обогревается, увлажняется и фильтруется.

Многообразие различных биологических форм в отряде грызунов и большая численность этой группы явились причинами того, что грызуны были взяты для изучения адаптивных особенностей морфологического строения носовой полости.

При подборе материала для исследования ставилась задача по возможности найти представителей основных биологических форм грызунов. Изучено строение носовой полости двадцати видов грызунов из семейств зайцев, мышей, тушканчиков и др.

Строение носовой полости изучалось на сагиттальных разрезах голов грызунов. Головы животных фиксировались в 10%-ном растворе формалина или в 70°-ном спирте. Фиксированные головы очищались от кожи и декальцинировались. Декальцинированные головы разрезались по средней продольной линии.

Рисунки, помещенные в работе, изображают сагиттальные разрезы через головы изученных грызунов. Для удобства сравнения рисунков друг с другом они приведены к одному размеру.

В строении носовой полости различных грызунов, подобно тому, как это имеет место и у других отрядов млекопитающих, есть много сходства.

В полости располагаются носовые раковины (рис. 1). Они, как известно, являются выростами челюстной, носовой и решетчатой костей. Так, от os nasale отходит nasoturbinale (*nt*), от os maxillare — maxilloturbinale (*mt*) и от os ethmoidale — ethmoturbinallia (*etht*).

Maxilloturbinale располагается в передней части носовой полости, начинаясь почти всегда непосредственно за носовыми отверстиями. Оканчи-

вается эта раковина у одних грызунов в первой же половине полости (у зайцев, белки, сони и хомяка), у других простирается и дальше — во вторую половину полости (например, у серого хомячка, водяной крысы и полевки обыкновенной). Почти у всех грызунов средняя часть maxilloturbinale шире, чем ее передний и задний участки, что придает медиальной поверхности этой раковины веретенообразную форму. У грызунов встречается maxilloturbinale двух видов: сложная складчатая (у зайцев, белки, бурундука и суслика) и простая гладкая (у мышей, полевок, хомяков). У всех грызунов maxilloturbinale покрыта простым эпителием и выполняет дыхательную функцию.

Nasoturbinale располагается в верхней части носовой полости, начинаясь, как и раковина челюстной кости, непосредственно за носовыми отверстиями и простираясь до заднего конца полости. Форма этой раковины одинаковая почти у всех грызунов. Она имеет вид простого продолговатого валика с треугольным расширением своего переднего или среднего участка. У белки строение nasoturbinale усложнено складчатостью передней части раковины. Поверхность nasoturbinale, как правило, несет простой покровный эпителий, что свидетельствует о том, что эта раковина выполняет дыхательную функцию. У зайца-беляка и у белки задний участок nasoturbinale покрыт обонятельным эпителием. Это указывает, что у этих грызунов nasoturbinale выполняет и дыхательную и обонятельную функции.

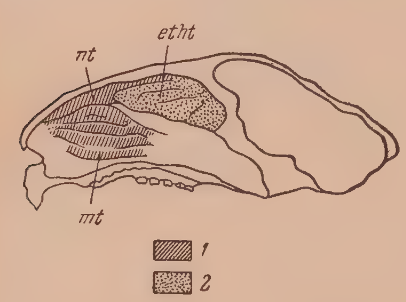


Рис. 1. Распределение покровного (*1*) и обонятельного (*2*) эпителия на раковинах носовой полости грызунов

mt — maxilloturbinale, *nt* — nasoturbinale, *etht* — ethmoturbinale

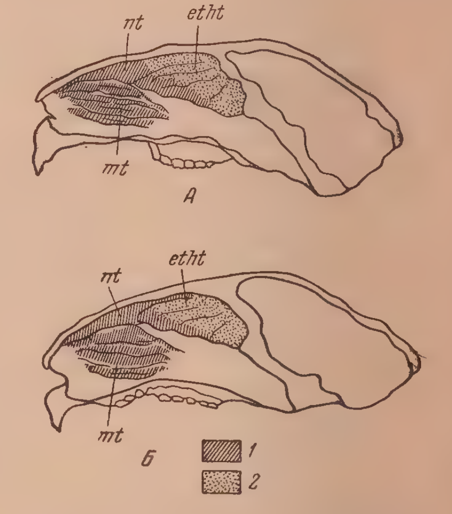


Рис. 2. Распределение покровного и обонятельного эпителия на раковинах носовой полости зайца-беляка (*А*) и зайца-русака (*Б*)

Обозначения те же, что на рис. 1

На рис. 1 показано распределение обонятельного и дыхательного эпителия в носовой полости грызунов.

Ethmoturbinale грызунов состоит из четырех валиков. Они располагаются в задней части полости на lamina cribrosa ethmoidalis. Вперед эти валики простираются до заднего края maxilloturbinale. Первый из четырех обонятельных валиков обычно у грызунов самый большой и имеет форму конуса, второй имеет форму тонкого продолговатого образования, иногда серповидно изогнутого, третий и четвертый валики короче первых двух, но обычно шире и имеют часто вид усеченной пирамиды или даже шарообразную форму. Поверхность всех обонятельных валиков покрыта чувствующим эпителием, они выполняют обонятельную функцию.

У зайца-беляка (Lepus timidus) и зайца-русака (Lepus europaeus) передние свободные концы трех первых валиков покрыты простым покровным эпителием (рис. 2).

Путь, по которому вдыхаемый воздух через носовую полость попадает в гортань — носоглоточный канал различен по ширине у разных грызунов. Так, например, у зайцев и у тушканчиков ductus nasopharyngeus широкий и раковина челюстной кости перегораживает его не полностью. У других ductus nasopharyngeus узкий и полностью перегороженный раковинами.

При сравнении строения носовой полости грызунов и хищных отмечается относительно меньшее развитие обонятельных валиков у грызунов и расположение их в задней и верхней части полости. У хищных обонятельные валики располагаются низко, заходя в просвет носоглоточного канала. Повидимому, вдыхаемый воздух без дополнительного втягивания омывает всю поверхность ethmoturbinale.

Можно условно носовую полость разделить на обонятельную и дыхательную части. Соотношение этих двух частей полости носа у грызунов различно. Также условно можно наметить два типа строения носовой полости грызуна — «дыхательный тип» и «обонятельный тип».

«Дыхательный» тип носа характеризуется следующими чертами строения: 1) полость носа относительно широкая и свободная, 2) раковины носа располагаются не близко одна к другой, 3) носоглоточный канал относительно широкий и не перегорожен раковиной челюстной кости, 4) обонятельные валики расположены в задней верхней части полости носа.

«Обонятельному» типу свойственны противоположные черты строения, а именно: 1) полость носа относительно узкая, 2) раковины носа располагаются тесно смыкаясь одна с другой, 3) носоглоточный канал узкий и перегорожен раковиной челюстной кости, 4) обонятельные валики располагаются в задней части полости.

У генетически близких видов — зайца-беляка (Lepus timidus), зайца-русака (Lepus europaeus) и кролика (Oryctolagus cuniculus) — строение носовой полости различно, как и биология этих видов. Первые два вида являются подвижными животными, и образ жизни их довольно сходен, если исключить то, что заяц-беляк чаще держится в густом мелколесье, а заяц-русак придерживается относительно открытых мест. Кролик — типично норное животное.

Черты, характеризующие строение носовой полости зайцев, указывают на относительно большее развитие дыхательной части полости, тогда как

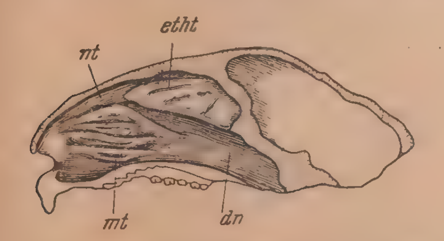


Рис. 3. Сагиттальный разрез носовой полости зайца-русака

dn — ductus nasopharyngeus. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

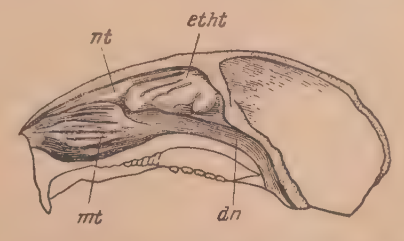


Рис. 4. Сагиттальный разрез носовой полости кролика

Обозначения те же, что на рис. 1 и 3

в носовой полости кролика дыхательная часть развита относительно меньше (рис. 3 и 4). У обоих видов зайцев полость носа относительно более широкая и свободная, так как раковины не тесно прилегают одна к другой; носоглоточный канал широкий и не полностью перегорожен maxilloturbinale. Указанная выше особенность строения обонятельных валиков зайцев (наличие на передних концах трех обонятельных валиков покровного эпителия) также указывает на большее развитие дыхательной части носовой полости. У кролика строение носовой полости характери-

зуется почти противоположными чертами: полость носа относительно тесная, вся заполненная смыкающимися друг с другом раковинами, ductus nasopharyngeus узкий и перегорожен полностью maxilloturbinale; повидимому, служит фильтром для пыльного воздуха подземных ходов. Все это указывает, что дыхательная работа полости носа кролика менее интенсивна. Приводимые данные вполне увязываются с биологией кролика, как норного, относительно малоподвижного животного.

Интересным моментом различия в строении носовой полости является наличие на задней части nasoturbinale зайца-беляка обонятельного эпителия, чего нет в носовой полости зайца-русака. Это, повидимому, можно

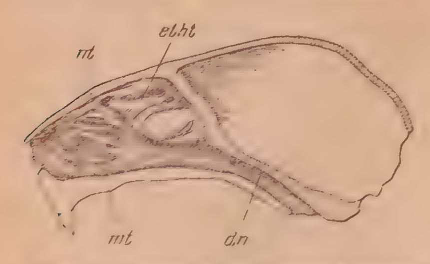


Рис. 5. Сагиттальный разрез носовой полости белки

Обозначения те же, что на рис. 1 и 3

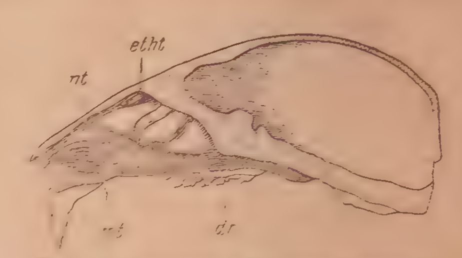


Рис. 6. Сагиттальный разрез носовой полости суслика

Обозначения те же, что на рис. 1 и 3

объяснить тем, что беляк обитает в более закрытых стациях и роль обоняния у него больше, чем у русака, что как бы компенсирует относительно более слабое зрение. Из работ С. И. Огнева известно, что у беляка размеры глазницы меньше, чем у русака.

Итак, носовая полость зайца-беляка и зайца-русака является полостью «дыхательного» типа, а носовая полость кролика является полостью «обонятельного» типа.

В семействе белок далеко по своей биологии отстоят друг от друга белка (Sciurus vulgaris) и суслик (Citellus citellus). Белка — подвижная древесная форма, суслик — норное животное. У белки и суслика такое же соотношение дыхательной и обонятельной частей полости носа, какое мы наблюдали при сравнении носовой полости зайцев и кролика.

У белки строение носовой полости отвечает «дыхательному» типу этого органа (рис. 5). Полость относительно свободная, носоглоточный канал широкий, а обонятельные валики располагаются в задней и верхней части полости. У белки чувствующий обонятельный эпителий покрывает поверхность всех четырех обонятельных валиков и заднюю часть nasoturbinale. Последнее явно является показателем увеличения обонятельной функции носовой полости, что не расходится с экологическими данными.

Из литературы по экологии белки известно, что обоняние у этого животного развито хорошо. Так, например, с помощью обоняния она находит зимой еловые шишки, занесенные снегом (Огнев [4]).

Раковина челюстной кости у белки имеет сложное складчатое строение. С этой раковиной граничит сверху передняя часть раковины носовой кости, которая у белки имеет также сложное складчатое строение. Повидимому, складчатое строение является дополнительным аппаратом для обогревания воздуха, что необходимо зверьку с круглогодичной активностью в зимнее суровое время (в зимнюю спячку белки впадают на очень короткое время особенно сильных морозов).

У суслика носовая полость относительно более тесная; носоглоточный канал узкий и полностью перегорожен раковинами (рис. 6). Все эти черты указывают на сравнительно меньшее развитие у суслика дыха-

тельной части носовой полости. Носовая полость суслика относится к «обонятельному типу».

У представителей семейства мышей различия в строении носовой полости не так велики, но все же у одних черты, определяющие «дыхательный» тип строения полости, выражены сильнее (у грызунов подсемейства мышей), а у других (у грызунов подсемейства полевок, за некоторыми исключениями) слабее. У полевок носовая полость имеет «обонятельный» тип строения (норвежский лемминг и водяная крыса являются исключениями, их носовая полость имеет «дыхательный» тип строения). Указанные выше различия находят объяснения в биологии этих видов.

Из очерка сравнительной экологии мышевидных грызунов Н. П. Наумова (1940) известно, что мыши — очень подвижные формы, преимущественно зерноядные, селятся не всегда в норах и, в основном, ночные зверьки; полевки — малоподвижные формы, питаются зелеными кормами, типично норные зверьки с круглосуточной активностью.

Подвижность животного приводит к увеличению дыхательной функции носовой полости и, следовательно, к соответствующему морфологическому строению, отвечающему функции.

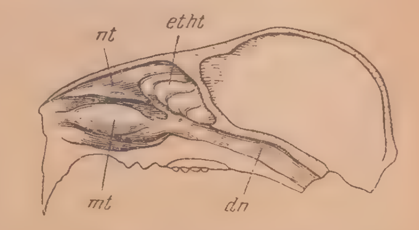


Рис. 7. Сагиттальный разрез носовой полости земляного зайца

Обозначения те же, что на рис. 1 и 3

Представители семейства тушканчиков, в отличие от представителей семейства мышей, являются узко специализированными формами. Общим признаком всех видов тушканчиков является большая или меньшая степень приспособления к передвижению прыжками на задних конечностях. Быстрота движения их очень значительная. В бедных растительностью стациях обитания тушканчиков им приходится в поисках пищи покрывать большие пространства.

Черты строения «дыхательного» типа носовой полости у земляного зайца (Allactaga jaculus) и емуранчика (Scirtopoda telum) выражены очень резко. Носовая полость относительно широкая и свободная. Раковины полости расположены не близко одна к другой, носоглоточный канал — широкий и не перегорожен раковинами (рис. 7). Вдыхаемый воздух «беспрепятственно» проходит через носовую полость, что, повидимому, имеет особенно важное значение для достижения большой активности дыхательного процесса при быстром беге тушканчиков.

Вышеизложенный материал является результатом сравнения строения носовой полости близких по родству видов. Черты различия в строении близких видов являются подтверждением важнейшего положения биологии, гласящего, что строение организмов определяется их отношением к окружающей среде. При большом различии биологии видов наблюдается и большое различие в строении носовой полости. У видов, образ жизни и поведение которых не так различны, строение носовой полости имеет много черт сходства.

Вторым путем сравнения является сопоставление строения носовой полости грызунов разных систематических групп, но имеющих сходные черты в образе жизни. Сходная биология, как известно, ведет к появлению сходных признаков строения отдельных органов и всего организма. Этот путь сравнения дает возможность показать, что подвижность грызунов является важнейшим фактором, влияющим на строение носовой полости. Нет сомнения, что эта важная взаимосвязь заслоняет большое количество других, не менее важных связей и влияний, в данной работе не выявленных.

Грызунов, исследованных в данной работе, можно разделить по их подвижности на две группы: 1) грызуны с быстрым передвижением, 2) грызуны относительно «малоподвижные» (норные формы).

У представителей первой группы — зайца-беляка и русака, белки, тушканчиков, серой крысы и мышей — носовая полость построена по «дыхательному» типу, т. е. в носовой полости дыхательная часть преобладает над обонятельной. Повидимому, большая быстрота и продолжительность бега всех этих грызунов привела к большому развитию дыхательной части носовой полости. Соответственно обонятельная часть уменьшилась, как вторая часть единой полости носа.

Сходное соотношение обонятельной и дыхательной частей носовой полости у далеких по родству и по образу жизни зайцев, белки, тушканчиков, серой крысы и мышей дает возможность высказать предположение, что к этому сходству привела их общая для всех этих грызунов черта их биологии — большая подвижность, как почти единственно сходный признак их жизни.

То же можно сказать и о представителях второй группы грызунов — норных, малоподвижных форм. Кролик, суслик и полевки — представители трех далеких по родству семейств грызунов — имеют в носовой полости одинаковое соотношение дыхательной и обонятельной частей полости. У всех этих грызунов в полости носа раковины располагаются близко одна к другой, полость не свободная, носоглоточный канал узкий и перегорожен раковинами. Эти черты строения указывают на относительно слабое развитие дыхательной части полости носа и соответственно на большое развитие обонятельной части.

При изучении строения носовой полости грызунов не представилось возможным разобраться во всех связях, влияниях и следствиях. Установлено только одно соотношение — связь строения носовой полости грызунов с продолжительностью и быстротой передвижения животного. Это выражается в соотношении дыхательной и обонятельной частей полости носа. Фактический материал настоящего исследования свидетельствует, что дыхательная часть носовой полости относительно сильнее развита у всех грызунов с быстрым бегом и прыжками. Меньше развита дыхательная часть носовой полости у «малоподвижных», норных грызунов. Соответственно обонятельная часть меньше развита у «подвижных» грызунов и больше у «малоподвижных». В этом проявляется топографическая зависимость двух частей одной полости, причем ведущую роль в этой зависимости играет дыхательная часть. Быстрота и продолжительность передвижения животного, как черты его биологии, оказывают на строение носовой полости наибольшее влияние. Конечно, на строение полости носа влияют и другие факторы, но это влияние проявляется, повидимому, в других деталях строения органа и в данной работе осталось не выясненным.

Выводы

1. Носовая полость грызунов выполняет дыхательную и обонятельную функции. В строении обонятельной полости разнообразных грызунов намечаются общие черты, свойственные всем грызунам, как представителям единого отряда млекопитающих. Но вместе с тем существуют различия, соответственно особенностям их биологии.

2. Среди разных семейств грызунов можно наметить два типа строения носовой полости: 1) обонятельный тип с узким носоглоточным каналом и сильным развитием обонятельных раковин, 2) дыхательный с широким носоглоточным каналом и меньшим развитием обонятельных раковин. Эти два типа носовой полости различаются даже среди близких

родов одного семейства (кролик — заяц, белка — суслик, полевки — мыши и т. д.).

3. У подвижных форм, независимо от различных форм движения, конвергентно развивается носовая полость дыхательного типа. Малоподвижные формы, независимо от систематического положения, имеют носовую полость обонятельного типа.

Литература

1. Карпилов Г. Х., Нос и придаточные полости лабораторных амфибий, птиц и грызунов, Витебск, 1940.— 2. Матвеев Б. С., О расхождении признаков в онтогенезе костистых рыб, Сб. памяти акад. А. Н. Северцова, т. II, 1940.— 3. Матвеев Б. С., Биоморфология головного мозга позвоночных, Тр. V съезда анатом., гистол. и эмбриол., 1949.— 4. Огнев С. И., Звери СССР, т. IV, М., 1940.— 5. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, Изд-во АН СССР, М., 1939.— 6. Bolk, Göppert, Kallius, Lobusch, Handb. d. vergl. Anat. d. Wirbeltiere, 1934.— 7. Broman, Über die Entwicklung der constanten grösseren Nasenhöhleendrüsen der Nagetiere, Zschr. Anat. u. Entw.-Gesch., Bd. 60, 1921.— 8. Brunn A., Weitere Untersuchungen über das Riechepithel u. sein Verhalten zum nervus olfactorius, Arch. mikr. Anat., Bd. 17, 1880.— 9. Gegenbaur C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, Leipzig, 1898.— 10. Glas E., Über die Entwicklung und Morphologie der inneren Nase der Ratte. Anat. Hefte, Bd. 25, 1904.— 11. Green C., Anatomy of the rat, Trans. Amer. Philos. Soc., Philadelphia, 1935.— 12. Hertwig O., Handb. d. vergl. u. exp. Entw.-Lehre, Bd. 2, 1906.— 13. Krause W., Die Anatomie des Kaninchens, Leipzig, 1884.— 14. Plate L., Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre, Bd. 2, Jena, 1924.— 15. Rodolfo-Masera T., Über das Vorkommen eines besonderen Riechorgans im Nasenseptum des Meerschweinchens und anderer Nagetiere, Berichte über wissensch. Biologie, Bd. 62, 1943.— 16. Violet P., Absence de vaisseaux dans l'épithelium olfactif des cobaye, Rev. laryngol., 1901.— 17. Voit M., Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen, Anat. Hefte, Bd. 38, 1909.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

СТРОЕНИЕ ОРГАНОВ ОБОНЯНИЯ У МЫШЕЙ И ПОЛЕВОК[1]

Л. В. ГАНЕШИНА и Н. Н. ГУРТОВОЙ

Кафедра зоологии позвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

В развернувшейся дискуссии поднят вопрос о роли и значении органов обоняния и зрения в разыскивании пищи у мышевидных грызунов. П. А. Свириденко, на основании своих опытов, считает, что органы обоняния играют первостепенную роль в поисках пищи. Автор правильно указывает, что чувство обоняния значительно лучше развито у стенофагов — мышей, чем у эврифагов — полевок [9].

Совершенно случайно, без учета специфики биологии мышевидных грызунов, выбраны объекты для опытов у другой группы авторов — И. П. Ершовой и Б. Ю. Фалькенштейна [1, 2] и Н. Ю. Ченцовой [12]. Кроме того, результаты их опытов являются неубедительными, так как в отдельных опытах участвуют разные виды мышевидных грызунов. Так, в статье Ершовой и Фалькенштейна [2] в опытах в воздушных ольфактоскопах участвуют серая полевка и водяная крыса; в ольфактоскопических садках — серая полевка, полевая мышь и лесная мышь; в почвенном ольфактоскопе — водяная крыса; в светонепроницаемой электрокамере — водяная крыса; наконец, опыты с ослепленными животными проводятся на полевых мышах и водяных крысах. Таким образом, во всех пяти опытах участвуют только водяные крысы, в двух опытах полевая мышь и лишь в одном лесная мышь. Тем не менее авторы приходят к выводу что «чувствительность обонятельного рецептора у мышей выше, чем у полевок». Н. И. Ларина [5] также указывает, что Фалькенштейн и Ершова используют в своих опытах преимущественно полевок и не учитывают особенностей биологии отдельных видов, говоря о «грызунах вообще». Подобную картину мы видим и в опытах Ченцовой [12].

Повидимому, вследствие отсутствия сравнительного материала авторы не получили различий в поведении между полевками и мышами [2]. Фалькенштейн [11] пишет, что в процессе отыскивания пищи грызунами «значение зрения велико, но оно играет в нем не прямую, а косвенную роль, как один из руководящих видов рецепции в общем исследовательском поведении грызунов». К сожалению, автор не указывает, у каких именно грызунов, у мышей или у полевок, эта способность развита сильнее. Совершенно естественно предположить, что у мышей, ведущих ночной образ жизни, орган зрения должен иметь большое значение не только для отыскивания пищи, но и для ориентировки в окружающей среде.

Совершенно правильно считает Н. И. Калабухов [3], что степень раз-

---

[1] К дискуссии о роли обоняния в разыскивании пищи у мышевидных грызунов.

вития органов обоняния и зрения у грызунов всецело зависит от их местообитания, суточной активности и крайне разнообразной пищи.

Итак, несмотря на большое количество работ, как экологических, так и экспериментальных, существуют большие разногласия о роли органа обоняния в акте питания у мышевидных грызунов.

Нам кажется, что сравнительно-морфологическое изучение строения органов обоняния у мышей и полевок может помочь разрешить этот вопрос, так как трудно спорить о функции органа, не зная его строения. Строение же органа обоняния у грызунов изучено недостаточно.

Среди работ старых авторов имеется довольно большое количество исследований, посвященных изучению строения носовой полости у млекопитающих, из грызунов же чаще всего разбираются заяц, кролик и морская свинка, значительно реже крыса [13] и мышь.

К числу таких работ относятся исследования Г. Х. Карпилова [4], Краузе (Krause [14]), Цукеркандля (Zuckerkandl [18]), Паули (Paulli [16]), Маттеса (Matthes [15]), Вебера (Weber [17]) и многих других. Специальных исследований носовой полости у мышевидных грызунов не имеется. Единственно у Паули мы находим лишь краткие указания о количестве внутренних и наружных обонятельных раковин у крысы (Mus decumanus), рыжей полевки (Arvicola glareola)и пашенной полевки (Arvicola agrestis). В диссертации Т. В. Сахаровой [8] о строении органов обоняния у мышей и полевок имеются лишь краткие сведения.

Однако характер этих работ чисто описательный, авторы рассматривают строение органа изолированно, не учитывая особенностей организации и биологии животного, т. е. полностью отрывая организм от среды.

Новым направлением в морфологии является эколого-морфологическое. Исследователь ставит перед собой задачу не только изучить строение и функцию того или иного органа, но и дать объяснение причин этого строения. Поэтому при всяком морфологическом исследовании необходимо учитывать экологию изучаемого животного.

В качестве метода исследования нами применен метод эколого-морфологического анализа (Матвеев [6]) близких систематических групп, но разных биологических типов.

Для группы мышевидных грызунов характерным является то, что по питанию виды, роды и подсемейства резко различаются между собой. Н. П. Наумов [7] выделяет три такие группы. К первой группе относятся мыши, которые питаются преимущественно семенами; они являются типичными стенофагами, как, например, желтогорлая мышь (A. flavicollis Melch.) и лесная (A. sylvaticus L.). Из мышей полевая мышь отличается более разнообразным питанием, в ее желудке встречаются зеленые части растений, ягоды и насекомые. Ко второй группе относятся серый хомячок (C. migratorius Pall.) и рыжая полевка (C. glareolus Schreb.). У них и семена и зеленые части растений играют в питании одинаковую роль. К третьей группе относится большинство полевок, питающихся преимущественно зелеными частями растений. К числу таких типичных эврифагов принадлежит обыкновенная полевка (M. arvalis Pall.).

Для изучения органов обоняния нами были взяты из первой группы желтогорлая мышь (A. flavicollis Melch.) и полевая мышь (A. agrarius Pall.), из второй — серый хомячок (C. migratorius Pall.) и из третьей группы — обыкновенная полевка (M. arvalis Pall.).

Сагиттальные разрезы через головы этих грызунов дают возможность рассмотреть носовую полость, а также отчасти величину и форму раковин. Носовая полость имеет форму тупоугольного треугольника, к каждой стороне которого прилегают раковины. Внизу располагается челюстная раковина (maxilloturbinale), поддерживаемая выростом челюстной ко-

сти. Наверху, вдоль всей носовой полости, тянется носовая раковина (nasoturbinale), которая связана с носовой костью. У некоторых видов в средней части она образует сильное расширение, а своим узким задним концом заходит под первую обонятельную раковину. Решетчатые или обонятельные раковины (ethmoturbinale) связаны с решетчатой костью и располагаются одна под другой в задней части носовой полости.

По данным некоторых авторов [8, 15, 17], у мышевидных грызунов их четыре. Кроме этих внутренних раковин, имеются еще две наружные.

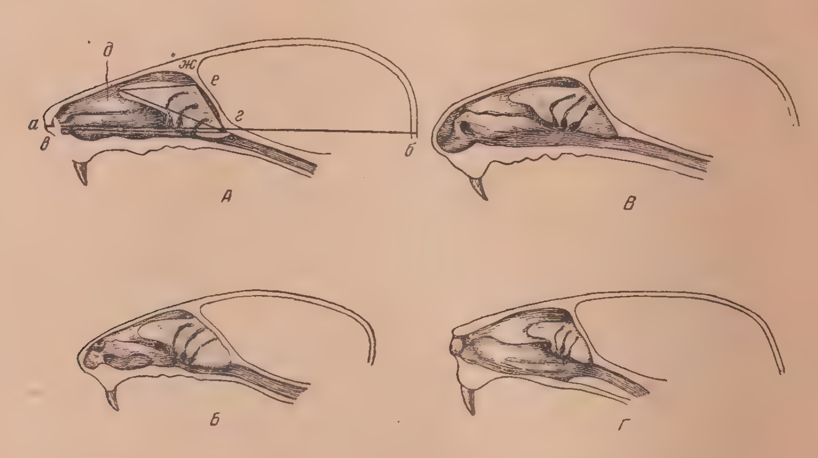


Рис. 1. Сагиттальные разрезы через головы мышей и полевок

А — желтогорлая мышь: *а* — *б* — общая длина головы, *в* — *г* — длина носовой полости, *д* — *г* — наибольшая длина обонятельных ракрвин, *д* — *е* — длина первой обонятельной раковины, *ж* — *г* — ширина в месте прикрепления; *Б* — полевая мышь; *В* — серый хомячок; *Г* — обыкновенная полевка

Все носовые раковины выстланы двоякого рода эпителием. Покровный эпителий выстилает носовую и челюстную раковину. Обонятельные раковины покрыты обонятельным эпителием.

Для более точного выражения степени развития раковин производились промеры по следующим линиям (рис. 1): 1) общая длина головы (линия *аб*), 2) длина носовой полости (линия *вг*), 3) наибольшая длина обонятельных раковин (линия *дг*), 4) длина первой обонятельной раковины (линия *де*), 5) ширина в месте прикрепления (линия *жг*). Кроме того, для возможности приблизительного учета степени развития обонятельных раковин брались отношения длины носовой полости к длине первой обонятельной раковины.

Для возможности сравнения развития раковин у разных видов бралась сумма отношений:

$$\frac{\text{длина головы}}{\text{длина I обонят. раковины}} + \frac{\text{длина головы}}{\text{наибольшая длина обонят. раковины}} + \frac{\text{длина головы}}{\text{ширина в месте прикрепления}} = \text{сумма отношений.}$$

Сумма отношений наиболее полно и всесторонне отражает развитие обонятельных раковин. Увеличение «суммы отношений» соответствует, следовательно, уменьшению развития обонятельных раковин у данного вида.

Данные по промерам и отношения сведены в таблицу. Промеры даны в мм.

Промеры	Виды			
	Желтогорлая мышь	Полевая мышь	Серый хомячок	Обыкновенная полевка
Длина головы	28	26	31	26
Длина носовой полости	13	12	14	12
Длина I обонятельной раковины	6	5	6	4
Наибольшая длина обонятельной раковины	8	7	8	5,5
Ширина и место прикрепления	5	4	4	4
Длина носовой полости / Длина I обонятельной раковины	2,1	2,4	2,33	3
Сумма отношений	13,76	15,44	15,25	18,2

Описание сагиттальных разрезов через головы мышей и полевок

Желтогорлая мышь (A. flavicollis Melch.). Как видно из помещаемых рисунков и таблицы измерений, наибольшего развития обонятельные раковины достигают у желтогорлой мыши. Длина носовой полости равна 13 мм. Носовая раковина развита не сильно. Она постепенно расширяется спереди назад и наибольшей ширины достигает около первой обонятельной раковины (рис. 1, *А*). Челюстная раковина имеет вид валика. Обонятельные раковины занимают половину носовой полости. Отношение длины носовой полости к первой обонятельной раковине равно 2,1. Длина первой раковины 6 мм, наибольшая длина 8 мм, ширина у основания 5 мм, длина головы 28 мм. Сумма отношений измерений раковин к длине головы 13,76. Наибольшего развития достигает первая раковина, затем четвертая, вторая и третья.

Полевая мышь (A. agrarius Pall.) (рис. 1, *Б*). Длина носовой полости равна 12 мм. Носовая раковина развита сравнительно сильно. Наибольшей ширины она достигает в месте подхода нижнего края к первой обонятельной раковине. Задний край постепенно сужается и подходит под первую обонятельную раковину. У его окончания из-под первой обонятельной раковины выступает кусочек наружной обонятельной раковины. Челюстная раковина имеет вид низкого продолговатого валика, почти одинаковой толщины по всей его длине. Эта раковина развита слабо (рис. 1, *Б*).

Обонятельные раковины занимают около половины всей носовой полости. Отношение длины носовой полости к длине первой обонятельной раковины равно 2,4, что составляет немного меньше половины. Длина первой раковины 5 мм, наибольшая длина 7 мм, ширина у основания 4 мм, длина головы зверька 26 мм. Сумма отношений измерений раковин к длине головы равна 15,41. Наибольшего развития достигает первая раковина, почти не уступает ей по величине четвертая, а затем идут вторая и третья.

Серый хомячок (C. migratorius Pall.). Носовая полость значительно шире, чем у полевой мыши. В связи с более крупными размерами зверька она длиннее — 14 мм. Носовая раковина развита значительно сильнее, чем у полевой мыши. Ее нижний край в месте наибольшей ширины почти подходит к нижнему углу первой обонятельной раковины. Под его окончанием, так же, как и у полевой мыши, заметна часть наружной обонятельной раковины (рис. 1, *В*). Челюстная раковина развита

более сильно. Она имеет неправильно ромбовидную форму. Задний конец почти доходит до нижнего угла второй обонятельной раковины.

Обонятельные раковины занимают почти всю свободную от носовой и челюстной раковин половину носовой полости. Они развиты заметно слабее, чем у полевой мыши, хотя сильно вытянутый узкий отросток переднего угла первой раковины создает впечатление ее сильного развития. Эта вытянутость переднего угла отражается на измерении, давая несколько искаженную картину. Поэтому отношение длины носовой полости к длине первой обонятельной раковины равно 2,33, в то время как ясно видно, что раковины занимают значительно меньшую площадь носовой полости, чем у полевой мыши. Длина первой раковины равна 6 мм, ширина у основания 4 мм, наибольшая длина 8 мм, при длине головы зверька в 31 мм. Сумма отношений измерений раковин к длине головы равна 15,25. Среди обонятельных раковин наибольших размеров достигает первая, затем четвертая, третья и вторая.

Обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall.). Носовая полость широкая. Длина ее такая же, как и у полевой мыши — 12 мм (рис. 1, *Г*). Носовая раковина сильно развита, очень широкая. Ее нижний край доходит до нижнего угла первой обонятельной раковины, причем ее передний край почти такой же ширины, как и задний. Челюстная раковина развита также очень сильно; она имеет форму валика и своим задним концом как бы сливается с нижними углами обонятельных раковин (рис. 1, *Г*).

Две эти раковины занимают большую часть носовой полости, как бы вытесняя обонятельные раковины, которые развиты здесь очень слабо. Обонятельные раковины бесспорно занимают значительно меньше половины носовой полости. Отношение длины носовой полости к длине первой раковины равно 3. Следовательно, раковины занимают всего около трети носовой полости. Длина первой раковины 4 мм, ширина в месте прикрепления также 4 мм, наибольшая длина равна 5,5 мм. Сумма отношений равна 18,2, что немного больше, чем у серого хомячка и тем более у полевой мыши. Из обонятельных раковин наибольшей является первая, затем четвертая, третья и вторая.

Из вышеуказанных описаний сагиттальных разрезов и таблицы хорошо видно, что в ряду мышевидных грызунов обонятельные раковины уменьшаются от мышей к полевкам, причем серый хомячок занимает промежуточное положение. Носовая и челюстная раковины, наоборот, увеличиваются.

Описание поперечных срезов через обонятельные раковины у мышей и полевок

Для более подробного изучения строения обонятельных раковин, степени их закрученности были сделаны поперечные срезы через обонятельную область у полевой мыши и обыкновенной полевки. Головы зверьков, фиксированные формалином, декальцинировались, ядра тотально окрашивались борным кармином, срезы окрашивались по Маллори, толщина среза бралась равной 25 μ. Наиболее характерные срезы зарисовывались под увеличительным аппаратом.

Полевая мышь. Первой сверху идет носовая раковина. Как уже было указано при описании продольных разрезов, она своим задним концом заходит под обонятельные раковины. Это особенно хорошо видно на поперечных срезах (рис. 2, *А*). В задней части на срезах она имеет вид спирали (рис. 2, *А, а, б, в, г*). Ниже нее располагается, налегая на нее верхним краем (рис. 2, *А, а*), первая обонятельная раковина. Вследствие своей величины и вытянутости в переднем направлении она начинает резаться очень рано. Сначала она на срезах имеет вид пла-

стинки с расширением на конце. В своей задней части она приобретает форму цилиндра и на срезах имеет вид диска, сидящего на ножке (рис. 2, *А, в, г*).

Вторая обонятельная раковина своей формой на срезах сначала очень напоминает первую (рис. 2, *А, а*), но в своей средней части имеет более сложную форму — форму спирали (рис. 2, *А, б, в*). Постепенно она, так



Рис. 2. Поперечные срезы через обонятельные раковины у мышей и полевок

А — полевая мышь; *Б* — обыкновенная полевка: *а* — *д* — последовательные срезы через обонятельные раковины. *1* — носовая раковина, *2* — первая обонятельная раковина, *3* — опорный вырост, *4* — вторая обонятельная раковина, *5* — третья обонятельная раковина, *6* — четвертая обонятельная раковина, *7* — первая наружная обонятельная раковина, *8* — вторая наружная обонятельная раковина

же как и первая, приобретает форму диска, который опирается на ножку, общую с первой раковиной (рис. 2, *А, г*).

Третья обонятельная раковина на первых срезах имеет довольно простую форму (рис. 2, *А, б, в*), но постепенно она усложняется за счет выроста, направленного наружу (рис. 2, *А, г*).

Четвертая обонятельная раковина обладает наибольшей поверхностью, выстланной обонятельным эпителием, не только благодаря своей величине, но и степени закрученности. Сначала на срезах она имеет вид крючка (рис. 2, *А, г*), а затем переходит в спираль. У основания раковины появляется вырост, направленный вниз (рис. 2, *А, д*).

Кроме этих четырех внутренних обонятельных раковин, которые описаны и на продольном разрезе головы, на поперечных срезах видны еще две наружные обонятельные раковины. На их наличие у мышевидных грызунов указывал Паули [16]. На продольном разрезе головы они почти не видны, так как закрываются внутренними раковинами. Вследствие этого они и не описаны у большинства предыдущих авторов, которые в большинстве случаев описывали только продольные разрезы голов.

Первая наружная обонятельная раковина по своей величине не уступает внутренним обонятельным раковинам. На большинстве срезов (рис. 2, *А, б, в, г*) она имеет сложную Т-образную форму, появляется очень рано и тянется до конца обонятельной области. С внутренней стороны она почти полностью прикрыта носовой и первой обонятельной раковинами так, что на продольном разрезе видно только самое ее основание (рис. 2, А, б). Несколько ниже нее имеется выступ, который является опорой для первой и второй обонятельных раковин (рис. 2, *А, а, б, в, г*).

Вторая наружная обонятельная раковина, несмотря на свою величину, также не может быть видна на продольном разрезе головы, так как все время закрывается третьей обонятельной раковиной. По своему развитию она мало уступает последней и даже несколько напоминает ее по форме (рис. 2, *А, б, в*). Наиболее сложная форма ее — форма двойной петли (рис. 2, *А, г*).

Обыкновенная полевка. Носовая раковина имеет гораздо более простую форму, чем у полевой мыши. Наиболее сложная форма — крючкообразная (рис. 2, *Б, а, б, в, г*).

Первая обонятельная раковина на срезах очень похожа на таковую у полевой мыши, но значительно меньших размеров (рис. 2, *Б, а, б, в, г*).

Вторая обонятельная раковина имеет гораздо более простую форму, чем у полевой мыши, и нигде не имеет сложной формы спирали (рис. 2, *Б, в, г, д*).

Третья обонятельная раковина очень небольшая и имеет форму пластинки (рис. 2, *Б, г, д*).

Четвертая обонятельная раковина очень сильно отличается и по форме и по величине от таковой у полевой мыши. Она значительно короче и имеет форму пластинки (рис. 2, *Б, д*).

Первая наружная обонятельная раковина на срезах появляется довольно рано (рис. 2, *Б, а*) и тянется, как и у полевой мыши, до конца обонятельной области. По форме она значительно проще.

Вторая наружная обонятельная раковина на срезах появляется одновременно с третьей внутренней обонятельной раковиной. Она имеет форму простой пластинки (рис. 2, *Б, г, д*). По сравнению с таковой у полевой мыши эта раковина очень мала, значительно более простой формы и нигде не имеет формы двойной петли.

Таким образом, на поперечных срезах через обонятельную область у полевой мыши и обыкновенной полевки видно, что кроме четырех внутренних обонятельных раковин имеются еще две наружные. Кроме того, все обонятельные раковины полевой мыши имеют гораздо более сложную форму, чем у обыкновенной полевки, вследствие чего обонятельный эпителий у полевой мыши занимает бо́льшую площадь, чем у полевок.

Выводы

1. Мыши и полевки имеют довольно хорошо развитые органы обоняния. Кроме четырех внутренних раковин, имеются еще и две наружные.
2. У мышей органы обоняния развиты в значительно большей степени, чем у полевок.
3. По степени сложности строения органа обоняния у рассмотренных нами видов желтогорлая мышь стоит на первом месте, полевая мышь на втором; значительно проще этот орган устроен у обыкновенной полевки. Серый хомячок занимает промежуточное положение между мышами и обыкновенной полевкой.

По степени развитости чувства обоняния Свириденко [9], в результате своих опытов, располагает мышевидных грызунов в такой же ряд.

Таким образом, та или иная степень развития органа обоняния у раз-

ных видов мышевидных грызунов стоит в прямой связи с биологией вида, и в первую очередь с характером пищи и со способом ее разыскивания.

У мышей орган обоняния развит значительно больше, чем у полевок, так как список кормов у них небольшой. У желтогорлой мыши жизненно важных видов корма — 8, в то время как у обыкновенной полевки — 32 Кроме того, полевки используют большинство растений в местах своего обитания [7], в связи с чем и орган обоняния развит у них значительно слабее.

Мы не считаем наши выводы окончательными, так как они требуют подтверждения изучением строения органов обоняния у большего количества видов.

Литература

1. Ершова И. П., О некоторых особенностях обонятельной рецепции у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1, 1953.— 2. Ершова И. П. и Фалькенштейн Б. Ю., О роли обонятельного рецептора в питании полевок и мышей, Журн. общ. биологии, т. IX, № 5, 1948.— 3. Калабухов Н. И., К вопросу о роли различных рецепторов в поисках пищи у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 4, 1952.— 4. Карпилов Г. X., Нос и придаточные полости у лабораторных амфибий, птиц и грызунов, Витебск, 1940.— 5. Ларина Н. И., О роли обонятельного и зрительного рецепторов у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3, 1925.— 6. Матвеев Б. С., Биоморфология головного мозга позвоночных, Тр. 5-го Всес. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, 1951.— 7. Наумов Н. П., Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, Изд-во АН СССР, 1948.— 8. Сахарова Т. В., Адаптивные особенности морфологического строения носовой полости грызунов, диссертация, М., 1947.— 9. Свириденко П. А., Теоретические разногласия о роли обонятельного рецептора у грызунов и практическое их преломление, Зоол. журн., т. XXX, вып. 4, 1952.— 10. Северцов А. Н., Морфологические закономерности эволюции, Изд-во АН СССР, 1939.— 11. Фалькенштейн Б. Ю., О так называемых теоретических разногласиях по вопросу о роли обонятельного рецептора у грызунов, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 1, 1952.— 12. Ченцова Н. Ю., Поведение мышевидных грызунов при отыскании пищи и защита от них семян в посевах, Зоол. журн., т. XXXI, вып. 3, 1952.— 13. Greene C., Anatomy of the rat, Trans. Amer. Philos. Soc., Philadelphia, 1935.— 14. Krause W., Die Anatomie des Kaninchens, Leipzig, 1868.— 15. Matthes, Geruchsorgan, Handb. vergl. Anat. d. Wirbeltiere (Bolk, Göppert, Kallius, Lobusch), 1934.— 16. Paulli S., Über die Pneumaticität des Schädels bei den Säugethieren, Morph. Jahrb., Bd. 28, 1900.— 17. Weber M., Die Säugetiere, Bd. 1, Jena, 1927.— 18. Zuckerkandl E., Das periphere Geruchsorgan der Säugethiere, Stuttgart, 1887.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

К ВОПРОСУ ОБ ОПРЕДЕЛЕНИИ ВОЗРАСТА ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ (MICROTUS ARVALIS PALL.)

Н. В. БАШЕНИНА

Кафедра зоологии позвоночных биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Определение возраста имеет огромное значение при исследовании естественных популяций животных. Оно необходимо не только для правильной научной постановки промысла различных хозяйственно ценных видов, но и для обоснования ряда практических мероприятий по борьбе с вредными животными.

Для успешной борьбы с массовыми видами грызунов — вредителей сельского и лесного хозяйства прежде всего необходимо ясное понимание всех закономерностей динамики их численности, умение во время предвидеть предстоящие изменения. Изучение закономерностей естественной смертности грызунов, особенностей их размножения, темпов прироста населения и ряда других явлений, лежащих в основе динамики численности вида, невозможно без умения определять точный возраст исследуемых животных. Поэтому методика определения возраста и знание возрастных изменений имеют не только теоретический интерес, но и большое практическое значение.

Возрастная изменчивость хорошо изучена лишь для немногих видов грызунов, но для такого многочисленного и широко распространенного вредного грызуна, как обыкновенная полевка, методика определения возраста почти не разработана. Трудность определения возраста полевок отчасти связана с тем, что наиболее доступный исследованию признак — стирание зубов — не может быть использован для зверьков, имеющих зубы без корней, растущие в течение всей жизни. Мы не будем останавливаться на существующих методиках определения возраста у других грызунов и перейдем непосредственно к обыкновенной полевке.

В основе всех существующих попыток определения возраста этого зверька лежит представление о непрерывном и равномерном увеличении веса и длины тела в течение всей его жизни и об отсутствии у него индивидуальной изменчивости размеров. Считается, что одновозрастные зверьки должны иметь сходные размеры и, наоборот, зверьки одинаковой величины имеют один и тот же возраст.

Чаще всего пользуются таблицей Н. П. Наумова [5], выделившего, на основании данных среднего суточного прироста, высчитанного по Реригу и Кнохе (Rörig u. Knoche [19]), восемь весовых групп с интервалами от 2 до 10 г. Весовые группы, с некоторыми вариациями, использованы как «возрастные» и другими зоологами, изучавшими динамику численности и возрастной состав популяций этого вида: Б. К. Фенюком и М. В. Шейкиной [15], А. А. Максимовым [4], С. С. Фолитареком [16] и многими другими.

Е. М. Снигиревская [13] для полевок, ведущих самостоятельный образ жизни, выделяет четыре «возрастные» группы по длине тела, с интервалами 10 мм (от 72 до 113), но, к сожалению, делает это совершенно произвольно, не увязывая не только

с конкретным возрастом зверьков, но даже и с теоретически предполагаемым. И. М. Олигер [8], не выделяя дробных групп, дает разделение на молодых и взрослых по длине тела: «молодые» — менее 85 мм. Основной недостаток перечисленных работ — отсутствие эталонов, т. е. зверьков с точно известным возрастом.

Конкретные наблюдения над развитием обыкновенной полевки по дням мы находим только у Л. А. Николаевского [7], но, к сожалению, всего лишь до трехнедельного возраста. Интересные сведения есть также у В. И. Львовой [3], отчасти у А. Р. Погосян [9].

Единственные сведения об изменении веса полевок с точно известным возрастом можно найти в уже упомянутой работе Рерига и Кнохе [19], но почему-то они почти не использовались другими исследователями и наибольшую известность получили данные по развитию молодых, которые, по признанию самих авторов, очень неточны.

Остановимся вначале на развитии молодых полевок. У Рерига и Кнохе [19] неправильные условия содержания (недостаточный корм, молодые не отсаживались и т. п.) в первые годы опытов сильно влияли на развитие молодняка и размножение взрослых, что подчеркивают сами авторы. Почти все выводки имели замедленное развитие [1]. Лицам, не разводившим полевок в неволе, часто трудно себе представить, насколько быстро они реагируют на условия содержания. Полевка не просто «травоядное» животное, которое ест все без разбора. Исследование состава кормов этого зверька в природных условиях, проведенное нами в различных географических пунктах, показало, что, несмотря на большое количество используемых им видов растений, существует определенный выбор не только среди различных растений, но и среди частей одного и того же растения. Ряд растений поедается лишь в некоторых фазах развития. Выбор определенных кормов может меняться в зависимости от физиологического состояния зверька, сезона и т. д. Иногда он меняется даже от одной еды к другой.

При клеточном разведении полевки редко получают вполне полноценное питание, вследствие этого часто наблюдается замедленное развитие и позднее созревание [2]. У многих размножающихся самок происходит резорбция эмбрионов, часто отсутствует молоко, что вызывает гибель приплода и т. д.

В наших опытах при вполне полноценном и разнообразном питании полевки в возрасте 24 дней достигали веса 16—23 г. (23 г — вес крупного зверька), при более однообразном — 12—14 г. В опытах В. К. Шепелевой [17] полевки, получавшие на первый взгляд полноценную, но в общем довольно однообразную пищу — всходы клевера, зерно пшеницы и воду,— в возрасте 25 дней имели вес не более 13—14 г. Еще более медленные темпы развития наблюдались у наших полевок из зимних выводков, живших в виварии и не получавших дополнительных кормов (основной корм: крупа или овес, хлеб, корнеплоды, сено).

В опытах В. А. Романовой [11] задержка в росте и развитии полевок в связи с голоданием была очень велика: разница в весе достигала 50%. В возрасте 20 дней полевки, питавшиеся нормально, весили 18 г, не получавшие воды весили 12,8 г, получавшие одну траву — 11,2 г, получавшие зерно и воду — 8,6 грамма.

По данным В. И. Львовой [3], детеныши, голодавшие по несколько часов в сутки, отставали в развитии на 10—15 дней.

Замедление роста может происходить также под влиянием низкой температуры, однако при этом рост продолжается дальше и животное оказывается крупнее (Калабухов [2]).

Мной прослежено развитие 23 выводков обыкновенной полевки, содержавшихся, как сказано выше, в самых разнообразных условиях. Часть из них принадлежала самкам, пойманным незадолго до родов и, следовательно, имевшим в период беременности естественное питание. Данные по развитию полевки приведены в табл. 1, причем минимальные веса даны для плохо развивавшихся выводков.

Наиболее интенсивный и равномерный рост наблюдается у обыкновенной полевки в период от рождения до 2-недельного возраста, когда зверьки могут прибавлять почти по 1 г в день (в плохо питавшихся выводках минимум 0,3—0,5 г).

Изменение скорости роста при переходе к самостоятельному питанию зависит как от предыдущего развития зверька, так и от качества и количества получаемого корма. Если детеныши голодали вследствие недостатка молока у матери, то обычно после прозревания, при обеспечен-

---

[1] Кроме того, авторами приводится только средний вес одного детеныша в выводке, лишь вполне самостоятельные зверьки взвешивались отдельно.

[2] Следует отметить, что и в природной обстановке развитие полевок может сильно замедляться под влиянием неблагоприятных кормовых условий. Это легко наблюдать на поздних выводках (особенно на бедных растительностью жнивьях), на молодняке, развивающемся зимой в скирдах, и т. д.

Таблица 1

Развитие обыкновенной полевки по наблюдениям в неволе

День жизни	Вес в г	Длина тела в мм	Развитие
1-й: при рождении	1,7—2,3, редко 1,2	34—39	Голые, красные, слепые, уши закрыты
1-й: к концу дня	—	—	Окраска кожи розовая
2-й	2,1—2,7	38—41	Спинка и голова пигментированы
3-й	2,3—3,0	39—43	На спинке заметен пушок. Интенсивная пигментация заходит на тыльную сторону лапок. Намечены глазные щели *. Прощупывается край нижних резцов
4-й	2,7—4,0	до 47	Покрыты короткой, ясно заметной шерсткой. На брюшке редкий пушок. Заметны ушные раковины. Прорезались нижние резцы
5-й	3,2—4,2	46—52	Брюшная сторона покрыта очень короткой, светлой шерсткой. Прорезались верхние резцы. Хорошо оформлены веки и приподнятая ушная раковина. Ползают
6-й	4,0—4,6	до 52	Покрыты гладкой, темной, блестящей шерсткой; на брюшке сквозь редкую светлую шерсть просвечивает розовая кожа. Внутренняя сторона лапок почти голая. Намечаются передние коренные. Довольно быстро передвигаются (при раскопке норы расползаются по ходам)
7—8-й	4,4—6,5	52—55	На спине шерстка становится пушистой, на брюшке густая, сероватого цвета; голых мест нет. Веки резко разграничены, но еще сомкнуты (в редких случаях открываются на 8-й день). Есть передние коренные. Быстро бегают. Грызут зелень
9—10-й	4,8 | 8,5	55—60	Глаза открыты у всех. Шерсть серее, чем у взрослых. В желудках наряду с молоком может быть до 80% зелени
11—12-й	5,5—8,5	60—70	Внешне похожи на взрослых, отличаются лишь размерами и одноцветной серой окраской. Самостоятельны (ловятся в ловушки) **
15-й	8,0—13,0	68—75	Половая зрелость и первая течка у наиболее быстро развивавшихся самок ***. Становятся заметны различия в весе самцов и самок
20—25-й	11,0—23,0	80—85	Течка наступает даже у плохо развивавшихся самок ****. Различия в весе самцов и самок достигают 5—6 г

* По В. И. Львовой [3], глазные щели заметны на 2-й день.

** В желудках зверьков этого возраста, пойманных на воле, наряду с зеленью встречается примесь молока.

*** В природе течка наблюдалась у 13—14-дневных полевок (в Вологодской обл.).

**** Первый гон наблюдался у самцов в возрасте 35 дней.

ности кормом, начинался период интенсивного роста (№ 3506 на рис. 1). Детеныши, до прозревания развивавшиеся более или менее нормально, при недостатке корма после перехода к самостоятельному питанию испытывали заметную задержку роста. После рассаживания такого выводка (иногда достаточно отсадить самца, отнимающего корм) начинался период интенсивного роста (№ 3078 на рис. 1), причем у некоторых зверьков он продолжался недолго и они оставались малорослыми (№ 3508 на рис. 1), хотя и размножались нормально.

В табл. 1 указано, что больший вес самцов по сравнению с самками наблюдается у зверьков старше 3 недель, но в возрасте 10—20 дней

самки часто бывают тяжелее. Возможно, что это связано с быстрым развитием их в этом периоде вследствие более раннего полового созревания.

Вообще величина ежедневного прироста веса у зверьков старше 2 недель уменьшается и правильность его нарушается, вследствие чего уже у 1—1,5-месячных полевок определить возраст по весу не представляется возможным. Характер дальнейшего прироста веса очень различен даже у особей, содержащихся в одинаковых условиях, причем индивидуальная изменчивость веса взрослых зверьков очень велика.

На рис. 2 показано изменение веса взрослых зверьков. Мы видим, что не только темп прироста его, но продолжительность таких периодов

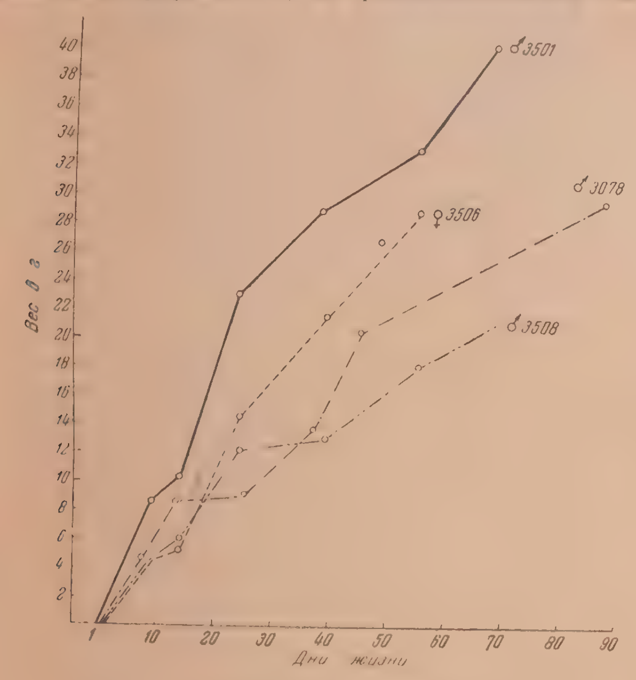


Рис. 1. Рост молодых обыкновенных полевок

и частота повторения их весьма разнообразны. По данным Рерига и Кнохе [19], у зверьков в возрасте 1,5—2,5 месяцев средний ежедневный прирост веса был от 0,4 до 1,1 г, тогда как в возрасте 3—5,5 месяцев всего от 0,11 до 0,17. У взрослых зверьков вес может оставаться на одном уровне в течение длительного времени: до 4—5 месяцев по нашим данным и до 1—3,5 по Реригу и Кнохе [19].

С лабораторными наблюдениями интересно сравнить данные Б. К. Фенюка и М. В. Шейкиной [15] по изменению веса полевок, окольцованных и повторно ловившихся в скирдах. Приведем четыре примера. Полувзрослая полевка, весившая 26 мая 10 г, через 2 месяца — к 31 июля — достигла 34,5 г; в следующие 2 месяца прирост веса снизился, но все еще был значителен: 16 сентября зверек весил 39,5 г. Полевка, весившая 13 июня 20 г, следовательно, достигшая 3-недельного возраста, прибавляла в весе медленно и к 3 ноября имела всего 24,9 г. Среди взрослых полевок один зверек, весивший 30 июня 30 г, с конца октября постоянно снижал свой вес и к 23 ноября весил 22,5 г; у другого вес изменился с 25,5 г 29 мая до 27,6 г 23 ноября. Аналогичные изменения были и у других отловленных полевок. Таким образом, характер изменения веса полевок в природе мало отличается от такового в неволе.

Сильно варьирует возраст, в котором достигается предельный для данной особи вес: у некоторых в 60—70 дней (31 г у самца № 2980, прожившего 249 дней), у других в 3,5—4 месяца, у отдельных экземпляров в возрасте более года (самка № 2998 достигла максимального веса — 35,2 г только в возрасте 420 дней).

Замедление темпа роста зимой мы наблюдали и у полевок, содержавшихся в виварии; видимо, это было связано с недостаточно полноценным кормом.

Максимальный вес, которого достигали содержавшиеся нами полевки, не превышал 45 г (7-месячный самец). Среди полевок, отловленных в природных условиях, наиболее тяжелый самец весил 47,5 г, самка — 45,2 г. В опытах Рерига и Кнохе [19] полевки чаще всего достигали предельного веса в 150—200-дневном возрасте. Эти авторы приводят пример максимального веса, вообще известного для обыкновенной полевки: самец, пойманный в сентябре, к маю достиг 75,7 г [3]. Он прожил еще год, постепенно снижая свой вес, и за 2 месяца до смерти весил всего 44,5 грамма.

Снижение веса к старости, как правило наблюдающееся в лаборатории, видимо, вообще характерно для обыкновенной полевки и многих других мелких грызунов и еще более обесценивает вес как возрастной критерий.

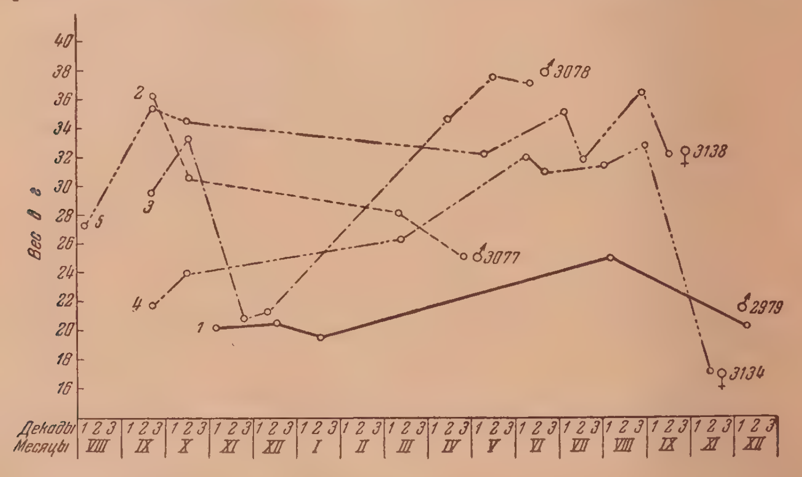


Рис. 2. Изменение веса взрослых (старше 3 месяцев) особей обыкновенной полевки

Что касается минимального веса, то и здесь мы находим не менее резкие колебания. В моих опытах у здоровых, нормально размножавшихся зверьков старше 10 месяцев наименьший вес был 22 г у самок и 25 г у самцов. Рериг и Кнохе [19] не приводят таких данных, но указывают, что одна из полевок никогда не весила более 29 г, другая более 35 г и т. д. Среди пойманных на воле минимальный вес вполне взрослых зверьков был 18,7 г у самцов и 18,8 г у самок.

Относительно возрастных изменений длины тела обыкновенной полевки в литературе почти нет данных. Измерения взрослых полевок с точно известным возрастом приводятся нами впервые (рис. 3). Единственные наблюдения Л. А. Николаевского [7] относятся только к молодым зверькам: по данным этого автора, полевка достигает 77 мм в воз-

---

[3] Полевки, содержавшиеся Ригером и Кнохе, относятся, видимо, к очень крупной расе. Редкий из самцов не достигал 50 г, часто наблюдался вес 60 г.

расте около 3 недель, что довольно близко сходится с приведенными выше сведениями (табл. 1).

Почему-то принято думать, что линейный рост полевки продолжается равномерно в течение всей жизни, причем у всех зверьков одинаково, и чем больше зверек, тем он старше.

По нашим наблюдениям, наиболее быстрый рост у обыкновенной полевки заканчивается к 1,5—2 месяцам, когда молодые зверьки внешне отличаются от старых только окраской шерсти. Именно к этому времени ясно определяются размеры данной особи: крупные или мелкие. В дальнейшем увеличение длины тела происходит медленно; весьма вероятно, что к 6—7 месяцам оно совсем прекращается. Точных наблюдений для полевок нет [4]. Измерения длины тела живой полевки, которые нам удалось сделать, к сожалению, были не настолько точны, чтобы позволить уловить разницу в размерах того же самого зверька в возрасте 8, 12 и 14 месяцев. Во всяком случае не может быть и речи о «равномерном» росте в течение всей жизни. Наиболее интересным оказался тот факт, что индивидуальная изменчивость размеров тела у полевки очень велика, и большой ошибкой было считать самых крупных зверьков самыми старыми.

Измерения 26 взрослых полевок с точно известным возрастом показали, что 98—100 мм уже может быть предельным размером зверька,

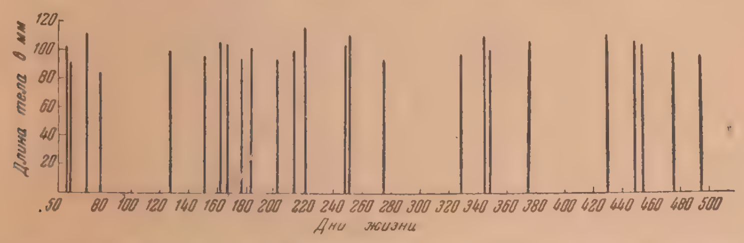


Рис. 3. Размеры тела обыкновенных полевок в различном возрасте

прожившего более 1 года (рис. 3). Крупные зверьки бывают таковыми и в молодости, например самка № 3505 достигла 111 мм в возрасте 69 дней, тогда как самка № 3138, небольшого роста, в 490 дней имела длину тела всего 98 мм; у самца № 3486 в возрасте 220 дней длина тела была 117 мм, тогда как у самца № 2979 в 454 дня — всего 103 мм и т. д. Таким образом, полевки размерами 110—125 мм, которых обычно относили к «старшим возрастным группам», представляют собой крупных взрослых особей, возраст которых может колебаться от 2—3 месяцев до предельного.

Как и следовало ожидать, при отловах в природных условиях очень крупные полевки (так же как и очень мелкие взрослые зверьки) встречаются крайне редко. Из 4500 измеренных нами полевок экземпляры с длиной тела более 130 мм были встречены всего три раза. Максимальные размеры самца были 137 мм (при весе 38,9 г), самки — 131 мм (при весе 40,3 г).

Из приведенных материалов можно сделать вывод, что размеры тела так же мало могут служить критерием возраста взрослых полевок, как и вес.

Возрастными критериями могут служить изменения черепа. Для полевок этот вопрос впервые разрабатывался Б. С. Виноградовым [1], выяснившим основные закономерности роста черепа обыкновенной по-

[4] Среди мелких грызунов наиболее точные данные имеются только для домовой мыши, развивающейся значительно медленнее полевки. Рост ее полностью заканчивается к 150—193 дням (различные авторы, по Сахарову [12]).

левки, не связывая их, однако, с определенным возрастом зверьков. Основные особенности сводятся к следующему: 1) постоянство межглазничной ширины; 2) малая изменчивость высоты и ширины черепа; 3) позднее появление третьего коренного зуба верхней челюсти; 4) относительное постоянство длины зубных рядов, объясняющееся их ранней закладкой; 5) рост вперед межчелюстной, носовой и лобной костей; 6) носовая часть черепа при росте вперед одновременно поднимается вверх; тот же процесс, но в меньшей степени, происходит в затылочной области; в результате крыша черепа с возрастом уплощается; 7) развитие у взрослых экземпляров гребней для прикрепления мышц. Основной вывод: «...Наиболее постоянными являются величины, связанные с ростом мозга, тогда как ...зависящие от роста висцеральной части черепа ...подвергаются сильным изменениям».

Измерения черепов полевок с точно известным возрастом показали, что лишь некоторые из этих величин могут характеризовать возраст зверька. Ширина скуловых дуг, длина носовых костей и диастемы в сильнейшей степени зависят от общих размеров черепа и, поскольку



Рис. 4. Возрастные изменения затылочной части черепа

1 — 13 дней, верхняя затылочная кость выступает над мыщелками; *2* — 56 дней, верхняя затылочная кость и мыщелки расположены на одной линии; *3* — 375 дней, затылочные мыщелки выдаются дальше верхней затылочной кости

индивидуальная изменчивость размеров у полевок очень велика, не могут служить хорошим критерием возраста. У крупного 3-месячного экземпляра ширина скуловых дуг может быть больше, чем у мелкого 15-месячного.

Более надежным признаком отличия молодых от старых может быть относительное изменение кондилобазальной длины черепа. У совсем молодых зверьков верхняя часть затылочной кости выдается назад дальше затылочных мыщелков и общая длина черепа значительно превышает кондилобазальную. Соотношение их больше единицы. По мере роста череп полевки выпрямляется, крыша его уплощается, самой выдающейся назад точкой становятся затылочные мыщелки и соотношение указанных величин равно единице. Если вместо общей длины черепа, также связанной с выступанием затылочных мыщелков, взять расстояние от наиболее выдающейся вперед части межчелюстной кости до самой выдающейся назад части верхнезатылочной кости, то отношение указанных величин к кондилобазальной длине меняется еще заметнее. У зверьков до 1,5 месяца оно больше единицы, в возрасте 1,5—3 месяцев равно единице и у особей старшего возраста, как правило, меньше единицы (рис. 4).

Хорошим признаком могут служить скульптурные особенности черепа, главным образом развитие гребней и характерный рисунок, образуемый ими у старых экземпляров (рис. 5). Затем форма скуловых дуг, развитие выпуклостей на челюстях в области внутренней части коренных зубов, а иногда и резцов, и т. д.

Основные этапы возрастных изменений черепа даны в табл. 2. Мы видим, что и здесь наиболее подробное разделение возрастных групп можно дать для молодых, быстро растущих экземпляров. Выделить дробные группы для взрослых зверьков не представляется возможным.

Отличить череп старого зверька от черепа взрослого, но более раннего возраста, можно только по совокупности всех признаков.

Может возникнуть сомнение в праве сравнения черепов полевок, выросших в неволе и в природных условиях, поскольку характер пищи влияет на развитие зубного аппарата и связанной с ним области черепа,



Рис. 5. **Возрастные изменения черепа обыкновенной полевки**

1 — № 1, 8 дней, *2* — ♂ № 1728, 13 дней, *3* — ♀ № 3468, 15—17 дней, *4* — ♀ № 2786, 18—20 дней, *5* — ♀ № 3506, 56 дней, *6* — ♀ № 2950, 166 дней, *7* — ♂ № 3486, 220 дней, *8* — ♀ № 3144, 348 дней, *9* — ♂ № 3078 345 дней, *10* — ♂ № 3488, 375 дней, *11* — ♂ № 2979, 454 дня, *12* — ♀, 490 дней

а полевка в неволе якобы очень мало грызет. По литературным данным, отличия в черепе могут возникать лишь при резких нарушениях обычного способа питания. Заметно влияние на развитие черепных костей оказывает только полное выключение части зубной системы. Кормление кроликов пищей различной твердости (каша и корнеплоды) вызывало лишь временное замедление темпа роста резцов (Mittag [18]). У поле-

Таблица 2

Возрастные изменения черепа обыкновенной полевки

№ группы	Пол	Возраст в днях	Общая длина черепа в мм	Индекс *	Высота черепа в мм	Ширина черепа в мм	Скуловая ширина в мм	Ширина межглазн. пространства в мм	Длина диастемы в мм	Длина верхнего зубного ряда в мм	Описание черепа
I	♀	10	16,3	1,09	7,1	8,5	7,1	3,3	4,3	4,9	Сильно вздутая шарообразная черепная коробка. Гладкая крыша черепа без следов гребней. Верхний край затылочной кости не выходит на дорзальную сторону черепа. Выпуклое межглазничное пространство. Длина носового отдела около $^1/_2$ длины черепной коробки. Видны швы на затылочных мыщелках. Зубы белые, эмаль не стерта, 3-го коренного нет
II	♂	12—13	18,4	1,03	8,4	9,5	10,4	3,4	4,9	5,2	Сильно выпуклые теменные кости, но межтеменная кость выделяется своей уплощенной формой. Верхнезатылочная кость сильно выдается назад по сравнению с мыщелками. Эмаль более темная, началось стирание верхнего слоя коренных и образование характерных петель. Прорезался 3-й коренной, но не достиг полного роста: 3-я петля на нем не стерта
III	♀	14—15	19,7	1,04	—	—	—	—	—	—	Все зубы стерты. 3-й коренной достиг общего уровня, но стирание его слабее и последняя петля обычно не имеет типичных очертаний
IV	♀	15—17	20,0	1,04	8,3	9,6	10,6	3,4	5,3	5,3	Теменная часть черепа менее выпукла. Слабо намечается ламбдоидный гребень. Затылочная кость появилась на дорзальной поверхности. Межглазничные вздутия сглажены. Все петли 3-го коренного имеют типичные для данного грызуна очертания
V	♀	18—20	21,1	1,03	8,3	10,7	11,7	3,4	5,5	5,3	Теменные кости еще выпуклы. Затылочная кость приобретает „угловатые" очертания, появляются гребни по наружному краю ее боковых частей. Намечается гребень по верхнему краю височной кости. Расширенная часть скулового отростка слабо заметна сверху (опущена)
VI	♂	45	21,8	1,00	—	—	11,4	3,6	6,0	5,5	Теменная кость слабо выпукла посредине, но не поднимается резко над межтеменной, как у предыдущих. Затылочная кость едва выступает за мыщелки. Тонкие скуловые дуги

VII	♀	56	23.4	1.00	8.7	10.8	13.0	3.7	7.0	5.5	Теменная кость не имеет заметных вздутий, но весь отдел в профиль слабо выпуклый. Верхнезатылочная кость и мыщелки на одной вертикальной линии. Хорошо выражены боковые затылочные и височные гребни. Ламбдоидный гребень развит слабо. Появляется надушной гребень по переднему краю мастоидной кости. Расширенная часть скулового отростка почти горизонтальна
.	♀	69	24.2	1.00	8.7	10.9	13.4	3,4	7.2	5.5	
.	♀	78	23.2	1.00	8.6	10.5	12.1	3,4	6,6	5.3	
VIII	♀	166	24.6	1,00	8.6	11.4	14.0	3,6	6.7	6.0	Теменные кости уплощены, вся крыша черепа плоская. Ясный, обычно сходящийся межглазничный гребень. Затылочные мыщелки выступают назад по сравнению с затылочной костью. Индекс чаще всего 1. Хорошо развиты все гребни затылочной кости
.	♀	167	24.8	0,98	9.2	11.2	13.4	3.3	7.5	5.7	
.	♂	183	23.5	0,97	8,7	11.5	13,7	3.4	6.6	5.6	
.	♀	190	24.2	0,99	9.0	11.8	13.4	3.4	7.0	5.9	
IX	♂	220	24.7	0,98	9.0	11.8	14.2	3,5	7,5	5.7	Очень хорошо выражены гребни затылочной и мастоидной костей. Полностью сходящийся межглазничный гребень раздваивается сзади и, сходясь с углами теменных костей, образует ясно очерченное пространство. Намечается раздвоение его на переднем конце. Массивные скуловые дуги с расширенной средней частью. Выступание назад затылочных мыщелков заметно на глаз
.	♂	235	24.4	0.98	—	—	—	—	—	—	
X	♂	305	24.3	0.98	8.7	11.5	13,4	3,3	7,0	5.8	В основном сходен с предыдущим. Межглазничный гребень раздвоен на обоих концах
XI	♂	345	26.4	0.99	9.3	12.3	14.6	3.3	7.7	6.5	Плоский длинный череп. Мозговая коробка сверху имеет шестигранную форму. Кроме того, очерчены верхние площадки теменных костей. Основание скулового отростка сильно выпрямлено, и скуловые дуги идут почти по кругу. Сильное расширение в месте схождения скуловых отростков. Очень резко выражен рисунок раздваивающегося межглазничного гребня. Надушные гребни выступают на 1 мм. У самок эти особенности выражены несколько слабее
.	♀	338	24.1	1.00	8.7	11.6	13.8	3.7	7.4	5.9	
.	♀	348	24.9	0.99	8.7	11.2	13.7	3.5	7.5	5.9	
.	♂	375	26,6	0.98	8.9	11.4	14,4	3.4	8.3	6.0	
XII	♂	454	24.6	0.97	8.9	—	14,1	3.6	7.0	5.5	В общем сходны с предыдущими. Заметны выпуклости в области внутренних частей зубов. У последнего экземпляра (в профиль) имеется небольшой прогиб в крыше черепа
.	♀	490	26.7	0.99	9.0	12.0	14.4	3.1	8.0	6.5	
.	♀	491	24.7	0.98	8.7	11.6	14,2	3.4	6.5	6.5	

* Отношение длины черепа, измеренной от выступающей вперед части межчелюстной кости до наиболее выступающей назад части верхнезатылочной кости, к кондилобазальной длине.

вок, отличающихся постоянным ростом зубов, стирание их необходимо для нормального существования. Выключение деятельности зубов на одной челюсти вызывает чрезмерное развитие их на другой (над или под ними), и зверек, лишенный возможности нормально питаться, погибает от голода. Такие случаи неоднократно наблюдались при поломке резцов и при заболевании актиномикозом (рис. 6). Жившие у нас



Рис. 6. Ненормальное развитие зубов обыкновенной полевки

1 — череп полевки, сломавшей нижние резцы; *2* — череп полевки, больной актиномикозом

зверьки получали корма, близкие к природным: семена культурных злаков, крупу, сено (летом траву), корнеплоды, иногда ветки; кроме того, они постоянно грызли свои деревянные домики и клетки. Поэтому, несмотря на некоторое ослабление грызущей деятельности по сравнению с природными условиями, стирание зубов происходило нормально. Основные различия, отмечавшиеся нами,— более слабое развитие гребней вследствие меньшего развития мускулатуры и некоторое истончение костей черепа у старых особей — не нарушали общего характера возрастных изменений черепа. Такие признаки, как выпрямление черепа, иногда даже были резче выражены, вследствие сильного давления внутренних частей зубов, скрытых в челюсти.

Если объединить весь материал по развитию полевок, приведенный в табл. 1 и 2, окажется, что с точностью до 1—3 дней мы можем определять возраст только молодых полевок — до 3—3,5 недель. В дальнейшем определение возможно, в основном, по изменениям черепа и до 2 месяцев может быть сделано довольно точно. У вполне взрослых полевок ошибка в определении может достигать 1—2 месяцев. Чем старше зверек, тем больше ошибка, и далее 11—12 месяцев по внешнему виду черепа возраст не определим. Между тем четкое определение возраста взрослых и старых зверьков представляет наибольший интерес, тогда как определение молодых полевок может быть нужно лишь при некоторых специальных исследованиях. Несомненно, что наши исследования представляют собой только начало. Весьма вероятно, что тонкий морфолого-анатомический анализ, который не был нам доступен при проведении данной работы, даст возможность определять возраст взрослых полевок с точностью хотя бы до 1 месяца. Однако мы считаем, что возможность отличать черепа 2—3-, 5—6- и 10—12-месячных зверьков уже может принести некоторую пользу при определении возрастного состава популяций обыкновенной полевки.

По совокупности всех изложенных выше возрастных изменений для обыкновенной полевки можно выделить следующие семь возрастных групп, вполне легко определимых:

I. $Juvenis_1$ — голые, слепые, 1—2-дневные детеныши.

II. $Juvenis_2$ — слепые, покрытые шерстью детеныши 3—8-дневного возраста.

В обеих группах возможно определение возраста с точностью до 1 дня по внешнему виду, весу и длине тела (табл. 1).

III. Subadultus$_1$ — 8—10-дневные, зрячие, уже попадающиеся в ловушки. Вес чаще 5—9 г, L — 55—70 мм. Разрез глаз узкий, шерсть серая, без малейшей примеси рыжих тонов. Появляется 3-й коренной зуб. В желудке всегда есть зелень, у самых молодых с примесью молока. Несмотря на способность к самостоятельному питанию, только что

Таблица 3

Верность определения возраста обыкновенной полевки при различных способах

№ полевки	Пол	L в мм	Вес в г	Возраст, определенный: по весу (в месяцах) (Наумов [5])	по длине тела (Снигиревская [13])	по черепу (в месяцах)	Фактический возраст в месяцах (в скобках в днях)
3144*	♀	100	26,5	4	—	10—11	11,6 (348)
3143*	♀	—	22,0	3	—	10—11	11,6 (348)
3501	♂	105—110	40,5	5	Предельный возраст **	2	2,3 (68)
2979	♂	103	20,2	3	Старый (IV гр.)	11 или более	15,1 (454)
3486	♂	117	32,8	4	Предельный возраст	7—8	7,3 (220)
3134	♀	97	17,0	3	—	более 11	16,4 (494)
Microtus socialis ***	♂	117	28,7	5	Предельный возраст	более года	21,5 (660)

* № 3144 и 3143 — самки одного выводка.

** Снигиревская выделяет „самую старшую“ группу (IV) в 103—113 мм; следовательно, более 113 мм должны быть совсем „глубокие старики“.

*** Наблюдения над развитием двух выводков общественных полевок позволяют думать, что закономерности роста у них сходны.

прозревшие зверьки, оставшиеся без матери, погибают (особенности черепа — табл. 2, I).

IV. Subadultus$_2$ — 13—18 дней. Вес 10—17 г, L — 70—80 мм. Разрез

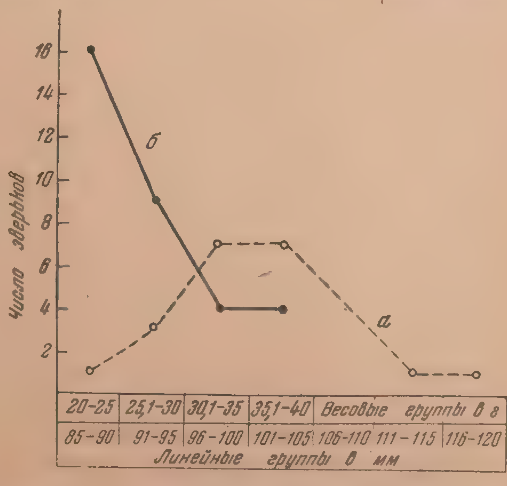


Рис. 7. Изменчивость размеров и веса обыкновенной полевки старше 3 месяцев (длина тела по 24 особям, вес по 33)

а — длина тела, *б* — вес

глаз как у взрослых, шерсть серая. Зубные петли имеют характерные для взрослых очертания (особенности черепа в табл. 2, II—IV). Молоко в желудках не встречается. Зверьки самостоятельны и выживают без

родителей, но выводок обычно держится вместе. В благоприятных условиях у самок наступает половая зрелость.

V. «Молодые» — промежуточная группа, приблизительно от 20 дней до 1,5—2 месяцев. Вес сильно колеблется, чаще в пределах 16—25 г, заметна разница между самцами и самками, *L* — 80—85 мм (изредка до 90) у самок и 80—90 (до 95) у самцов. *L* достигает величины взрослых. Крупные зверьки этой группы (90—95 мм) легко отличаются от вполне взрослых по строению черепа (табл. 2, V—VI). Внешне отличаются от них серым тоном окраски, рыжие тона, как правило, отсутствуют. Шерсть гладкая, блестящая, очень ровно лежит на голове. Зверьки этой группы обычно расселяются; часто встречаются одиночные особи (особенно самцы). Все зверьки половозрелы.

VI. Adultus. Размеры тела, условно, более 90 мм у самок и 95 мм у самцов. Вес и длина тела сильно колеблются и уже не могут служить критериями возраста. По строению черепа выделяются: $adultus_1$ — 2—4-месячные зверьки (табл. 2, VII); $adultus_2$ — 5—6-месячные (табл. 2, VIII); $adultus_3$ — 7—10-месячные (табл. 2, IX—X).

VII. Senex. Сюда условно относятся зверьки старше 10—11 месяцев, которых можно отличить только по строению черепа (табл. 2, XI, XII, XIII). Вес и размеры ни в коем случае не могут характеризовать возраст старых особей. Несколько отличается внешний вид: большая примесь рыжего цвета в окраске, неровно (особенно на голове) лежащий мех, часто заметны «щеки». Это, видимо, зависит от предельного разрастания костей, связанных с зубным аппаратом, и сильного развития гребней.

Практически часто бывает достаточно выделить всего три группы: juvenis, subadultus и adultus, которые любой зоолог безошибочно может определить «на глаз».

В заключение остановимся на сравнении существующих методов определения возраста полевок. В табл. 3 приведены примеры определения возраста по строению черепа, по весу и длине тела.

Мы видим, что по весу и длине тела определить возраст взрослой полевки нельзя. Ошибка иногда получается почти в целую жизнь зверька: 2-месячная полевка оказывается старше 2-летней. Для полевок, живущих в природной обстановке не более 1—2 лет (в массе гораздо меньше), смешение 2—3- и 15—21-месячных зверьков обесценивает все выводы об естественной смертности «старших возрастов» и теоретические обобщения, на них построенные (Фенюк и Шейкина [15], Максимов [14], Фолитарек [16].

Если из диаграмм возрастного состава популяций полевок, построенных по «весовым» группам и иллюстрирующих отмирание «старых» зверьков, исключить группу явно молодых, то мы получили бы скорее примеры индивидуальной изменчивости веса взрослых зверьков. Если бы при этом были учтены взрослые зверьки с минимальным весом (что никогда не делалось), то, вероятно, получилась бы обычная вариационная кривая. Еще легче ее было получить при пользовании линейными «возрастными» группами, поскольку длина тела — признак менее зависящий от окружающих условий, чем вес.

Даже на таком небольшом материале, как наши 26 полевок с точно известным возрастом, измеренные после смерти, можно построить вариационный ряд. Для построения кривых на рис. 7 использован тот же материал, что и на рис. 3, но только здесь он распределен по общепринятым «возрастным» группам. Следуя традициям, можно было бы сказать, что на рис. 6 показано отмирание «старых» зверьков с длиной тела более 105 мм и весом более 25 г и что, несмотря на недостаток материала, автор в общем правильно подошел к решению данного вопроса.

Несомненно, что у огромного большинства животных, тем более у мелких массовых видов, служащих кормом хищникам, немногие особи

доживают до старости. Видимо, именно бесспорность этого тезиса и заставила так легко принять, на основании лишь внешнего сходства, кривые уменьшения числа наиболее крупных и тяжелых зверьков за кривые отмирания старших возрастных групп.

Следует отметить, что в последнее время в литературе встречаются замечания о том, что весом как возрастным признаком надо «пользоваться с осторожностью» (Наумов [6], Попов и Миронов [10], Тупикова [14]).

Нам кажется, что осторожность в данном случае не поможет — весом либо можно пользоваться, либо нельзя. Ведь случаи уменьшения веса взрослых зверьков встречаются не только в виде исключения, в особо неблагоприятных условиях; как правило, существуют крупные и мелкие зверьки, преобладают же особи со средними размерами.

Поэтому мы приходим к выводу, что для полевок вес и длина тела не могут служить настоящими возрастными признаками. Весовые и линейные «возрастные» группы могут употребляться лишь для полевок не старше 3 недель. В дальнейшем они ни в коем случае не могут отражать истинный возрастной состав всей популяции. Более того, применение этих искусственных групп создает совершенно ложное представление о возрастном составе, приводит к необоснованным и даже ошибочным выводам. .

Литература

1. Виноградов Б. С., Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae, Изв. Петрогр. ст. защ. раст., т. III, 1922. — 2. Калабухов Н. И., Некоторые данные о влиянии температуры среды на рост мышей (Mus musculus L.), Бюлл. МОИП, отд. биол., т. XLIII. вып. 3, 1938.— 3. Львова В. И., Экология размножения обыкновенной полевки, 1-я Экол. конфер. по проблеме масс. размножений животных, тезисы докладов, Киев, 1940.— 4. Максимов А. А., О соотношении полов в популяции серой полевки (Microtus arvalis Pall.), Изв. АН СССР, сер. биол., 1, 1948. — 5. Наумов Н. П., О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки (Microtus arvalis Pall.) и степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall.), Зоол. журн., т. XVI, вып. 2, 1937. — 6. Наумов Н. П., Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов, М., 1948. — 7. Николаевский Л. А., Биологические наблюдения за Microtus arvalis caucasicus, Вестн. шанявцев, № 1, 1918.— 8. Олигер И. М., Материалы по распространению и численности мышевидных грызунов лесной зоны западных районов РСФСР в 1943—1944 гг., Зоол. журн., т. XXV, вып. 4, 1946.— 9. Погосян А. Р., Об экологии обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) в условиях посевов зерновых культур Армянской ССР, Зоол. сб. Ин-та зоол. Арм. АН вып. V, 1948. — 10. Попов В. А., Миронов Н. Ф., Материалы по экологии желтогорлой мыши (Apodemus flavicollis Melch.), Изв. Казанск. фил. АН СССР, № 1, 1949. — 11. Романова В. К., Влияние кормового режима на рост молодняка полевок (Microtus arvalis Pall.) и на состояние лактирующих самок, Вестн. защ. раст., № 1-2, 1940. — 12. Сахаров Н. Н., Лабораторные животные, М., 1937.— 13. Снигиревская Е. М., Грызуны Башкирского заповедника, Тр. Башк гос. запов., вып. I, М., 1947. — 14. Тупикова Н. В., Методы определения возраста грызунов в целях изучения возрастного состава их популяции, 2-я Экол. конфер. по проблеме масс. размножений животных, тезисы докладов, ч. 2, Киев, 1950.— 15. Фенюк Б. К, Шейкина М. В, Длительность жизни в природе полевок (Microtus arvalis Pall.), Вестн. микроб., эпид., параз., т. XIX, вып. 3-4, 1940. — 16. Фолитарек С. С., Хищные птицы, как фактор естественного отбора в природных популяциях мелких грызунов, Журн. общ. биологии, т. IX, № 1, 1948.— 17. Шепелева В. К., Значение питания в развитии половой продукции обыкновенных полевок (Microtus arvalis Pall.), 2-я Экол. конфер. по проблеме масс. размножений животных, тезисы докладов, ч. 2, Киев, 1950. — 18. Mittag W., Ueber das Wachstum der Kaninchenschneidezähne..., Arch. Entw.-Mech., Bd. 126, Hft. 1, Berlin, 1932. — 19. Rörig G. u. Knoche E., Beiträge zur Biologie der Feldmäuse, Arb. Kais. Biol. Anst. Land- u Forstwirtsch., Bd. 9, Hft. 3, Berlin, 1916.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ОНДАТРЫ, АККЛИМАТИЗИРОВАННОЙ В СССР, И ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА ИЗМЕНЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

Н. П. ЛАВРОВ

Всесоюзный научно-исследовательский институт охотничьего промысла

В пределах естественного ареала рода Ondatra встречается три вида, причем один из них подразделяется на 12 подвидов, которые отличаются один от другого по строению черепа, размеру тела, длине хвоста, окраске меха и т. д. (Hollister [6]). Согласно сообщению ряда авторов, у ондатры хорошо выражена и экологическая изменчивость, охватывающая часть популяции вида или подвида, приуроченная к определенной стации и не связанная с конкретной областью распространения.

В Советский Союз племенная ондатра завезена из трех стран: Канады, Финляндии и Англии. Основная часть поголовья поступила из Финляндии, куда в свою очередь интродуцирована из Центральной Европы. Предками же цетральноевропейской популяции ондатры явились пять особей, выпущенные близ Праги. Они были привезены в 1905 г., по одним сведениям, из юго-восточной Канады или из штата Огайо, где обитает Ondatra zibethica zibethica L., по другим — из Аляски (Told [12]), где встречаются относительно мелкая Ondatra zibethica zalopha Holl. и Ondatra zibethica spatulata Osgood.

Кроме упомянутых пяти экземпляров, в тот же район была доставлена вторая небольшая партия ондатр из юго-восточной Канады и, следовательно, относящихся к типичной форме (Mohr [10]). Большинство авторов придерживаются того мнения, что все ондатры, расселенные в Чехословакии, принадлежат к типичномоу подвиду Ondatra zibethica zibethica L. Это в некоторой мере подтверждается измерением 80 зверьков, добытых в Германии (Ulbrich [13]).

Год назад была сделана попытка установить систематическую принадлежность центральноевропейской ондатры (Müller [11]). Для этой цели упомянутый автор сопоставил признаки (окраска меха, длина тела, хвоста и задней ступни, размер черепа и отдельных его частей) ондатры из Саксонии и разных видов и подвидов ондатры Северной Америки. Европейская ондатра оказалась наиболее близкой к виду Ondatra obscura Bangs, область распространения которого ограничивается островом Ньюфаундленд. На основании этого делается вывод, что в Богемию была завезена Ondatra obscura Bangs. С таким выводом трудно согласиться, поскольку в своих исследованиях автор применил неправильную методику. Нельзя установить исходную форму ондатры по степени сходства признаков, использовав в качестве сравнительного материала зверьков, предки которых были поселены в новые условия почти полвека тому назад.

Ондатра двух партий, доставленных к нам в 1928 и 1929 гг. [1] из Ка-

[1] Ондатра, завезенная в 1928 г., выпущена на о-в Карагинский, а в 1929 г.— ряд областей европейской и азиатской части СССР.

нады (провинция Онтарио), относится к O. z. zibethica L. .Происхождение третьей партии (10 особей), полученной в 1928 г. из Северной Америки, неизвестно; эти зверьки и их потомки на волю выпущены не были, мы содержали их в вольерах как подопытных.

Бурая ондатра, завезенная в СССР из Англии, принадлежит к типичной форме (Warwick [14]). Из этой же страны было доставлено несколько экземпляров «черных» зверьков, вероятно относящихся к подвиду Ondatra zibethica macrodon Merriam, в пределах ареала которого наиболее часто попадаются меланисты (Lantz [8]).

В настоящее время «черная» ондатра попадается лишь в пограничных с Финляндией районах; в эту страну ее начали завозить с 1937 г., т. е. после прекращения экспорта в СССР бурой ондатры. Кроме того, небольшое количество «черной» ондатры имеется на озере Вяльем (Гатчинский район, Ленинградской обл.), куда она была выпущена в 1950 г. в целях размножения.

Канадская и финская ондатры, которых нам пришлось принимать первую в 1929 и вторую в 1930 г., по размеру тела и длине хвоста заметно не отличались одна от другой. Мы не могли подметить и явно выраженной разницы между промерами черепов ондатр типичного подвида и черепов, полученных из ряда областей СССР, куда была завезена финская ондатра.

Таким образом, с большой долей вероятности можно считать предков нашей ондатры представителями типичного подвида — Ondatra zibethica zibethica L. Указание С. И. Огнева [2] на то, что кроме упомянутой формы к нам завезен и другой подвид — Ondatra zibethica cinnamomina Holl. (относительно мелкая и светлая ондатра), распространенный в центральных штатах Северной Америки, следует считать ошибочным.

Ондатра, широко расселенная в СССР и некоторых других странах, почти повсеместно акклиматизировалась. Она оказалась видом в высокой степени экологически пластичным. Ондатра быстро приспосабливалась к новым условиям среды и существенно изменяла поведение во время индивидуальной жизни. Ее перевозили из Канады в Чехословакию, на север Красноярского края и в Якутию; из Вологодской области — в бассейн Сыр-Дарьи; с Соловецкого острова — в дельту Или; из Архангельской области — в Молдавию, Дагестан и Кубанские плавни; из дельты Аму-Дарьи — в Новосибирскую область и т. д.

Ондатра благополучно существует в районах, где водоемы бывают покрыты льдом более чем в течение 8 месяцев (север Красноярского края), или в водоемах, на режиме которых сказываются морские приливы и отливы (дельта Северной Двины), или где паводковые воды вынуждают ее бросать основное местожительство и на 2—3 месяца переселяться в межозерные кочкарниковые болота (Бурят-Монгольская АССР) и в сфагновые болота (западносибирская тайга), или же где, в связи с промерзанием водных угодий, ей приходится существовать всю зиму под снегом (Нижне-Амурская обл.).

Зверек приспособился жить в норах, проложенных в непосредственной близости от слоя вечной мерзлоты (Якутия) и сооруженных в сильно прогреваемых берегах и купаках, например в Кзыл-Ординской области, где лето такое же знойное, как в континентальных частях Африки и Аравии. Повсеместно гон, как правило, начинается после вскрытия водоемов; календарные же сроки этого явления в северных и южных районах ареала вида не совпадают более чем на 2 месяца; соответственно изменяется от одного до трех количество пометов в год у особи. В одних угодьях грызун имеет разнообразную растительную пищу (более 50 видов), в других в течение круглого года питается почти исключительно тростником или хвощом; иногда же в зимние месяцы существует в основном за счет беззубки или коры и веток кустарников.

Поскольку организм, попадая в иные условия, перестраивается, приобретая новые признаки и свойства адэкватно воздействию факторов среды, возникает вопрос, имеющий не только теоретический, но и большой практический интерес: какие произошли одновременно с переменой поведения и как резко выражены изменения морфологических, более консервативных, признаков ондатры, обитающей в различных районах нашей страны.

Лабораторией товароведения ВНИО произведено изучение шкурок ондатры. Выявлены довольно существенные отличия в строении кожного и волосяного покрова (вес шкурки, толщина мездры, густота и окраска меха, длина и толщина волос) ондатры разных географических областей СССР. Намечается ряд географических форм ондатры, как-то: восточносибирская, западносибирская, северная, казахстанская (Церевитинов [4]).

Мы попытались проследить, произошли ли видимые изменения в строении черепа нашей ондатры [2]. Для этой цели нами исследовано 120 черепов, по 20 штук (10 самок и 10 самцов) из каждого района. Черепа были взяты от зверьков-несеголетков из следующих областей: 1) провинции Онтарио (Канада); отсюда в 1929 г. ондатра поступила сначала в Пушкинский зверосовхоз, а затем была развезена в ряд областей СССР; 2) Архангельская область, Приморский и Холмогорский районы — сюда племенной материал поступил из Канады (1929 г.) и с Соловецкого острова (1932 г.); в свою очередь в последний пункт зверьки доставлены в 1928 г. из Финляндии и в 1929 г. из Канады; 3) Курганская область, Макушинский район — ондатра переселена в 1937 г. из Венгеровского и Чановского районов Новосибирской области, куда была завезена в 1935 г. из Харовского района Вологодской области и в 1935—1936 гг. из Приозерского района Архангельской области, а в эти пункты — из Канады (1930 г.), Финляндии (1932 г.), Англии (1932 г.) и с Соловецкого острова (1930 г.); .4) Бурят-Монгольская АССР — животные доставлены в 1932 г. из Финляндии и с Соловецкого острова; 5) Якутская АССР — племенная ондатра поступила из Канады (1930—1931 гг.) и Финляндии (1932 г.); 6) Кзыл-Ординская область — грызун завезен в 1935 г. из Харовского района, а сюда в 1930 г. из Канады и с Соловецкого острова и в 1932 г. из Финляндии [3].

Для краниометрических целей мы применили 10 промеров: 1) общая длина черепа, от наиболее выдающейся вперед части верхнечелюстной кости до нижнего края большого затылочного отверстия; 2) скуловая ширина, наибольшее расстояние между наружными краями скуловых дуг; 3) ширина межглазничного промежутка, наиболее узкое расстояние между орбитами; 4) длина лба, от заднего края носовых костей до середины линии, соединяющей задние края глазницы; 5) длина мозговой коробки, от середины упомянутой линии до верхнего края большого затылочного отверстия; 6) ширина черепа в слуховой области, расстояние между верхними краями наружных слуховых отверстий; 7) ширина барабанной камеры, поперечная ширина этой кости перед слуховым отверстием; 8) длина диастемы, от заднего края альвеолы резца до переднего края альвеолы первого коренного зуба; 9) длина ряда верхних коренных зубов, от переднего края альвеолы первого до заднего края альвеолы последнего коренного зуба; 10) длина последнего верхнего коренного зуба, на уровне края альвеолы.

Чтобы подметить возможные небольшие изменения в строении отдельных частей черепа, вычислены индексы — процентное соотношение средних промеров. Взяты отношения 2—9-го указанных промеров к 1-му, а 10-го к 9-му промеру. Результаты измерений сведены в таблицу.

---

[2] При обработке материалов я получил ряд ценных советов от И .М. Громова, за что пользуюсь случаем выразить ему благодарность.

[3] Черепа канадской ондатры собраны в 1929—30 гг., а нашей ондатры — в 1947—49 гг.

Некоторые морфологические показатели в строении черепа ондатры канадской и акклиматизированной в СССР

№ п/п.	Промеры и их индексы	Канада (Онтарио)			Архангельск. обл.			Якутская АССР			Курганск. обл.			Бурят-Монг. АССР			Кзыл-Ординская обл.		
		максим.	средн.	миним.	максим.	средн.	миним.	максим.	средн.	миним.	максим.	средн.	миним.	максим.	средн.	миним.	максим.	средн.	миним.
1	Общая длина черепа в мм	64,3	61,1	59,0	63,1	61,3	58,4	63,8	61,3	59,5	64,4	61,9	59,6	62,8	60,8	57,3	64,9	61,9	59,5
2	Скуловая ширина	66,9	63,8	60,9	65,5	62,8	60,7	67,5	63,3	59,9	66,6	63,3	60,1	70,1	63,6	61,7	68,1	63,6	60,4
3	Ширина межглазничного промежутка	11,6	9,9	9,0	10,9	9,9	8,6	11,7	9,9	9,1	11,6	10,1	8,9	11,4	10,5	9,6	10,9	9,8	9,1
4	Длина лба	25,6	22,7	19,9	24,0	22,6	20,1	25,3	22,6	21,1	25,2	23,7	21,7	24,7	22,1	18,9	26,8	24,0	22,1
5	Длина мозговой коробки	48,2	45,6	42,8	47,9	45,0	42,2	50,1	46,2	38,3	47,8	45,3	43,5	49,5	45,7	43,2	48,5	46,0	42,9
6	Ширина черепа в слуховой области	38,3	36,4	34,6	39,2	36,6	35,1	38,7	36,4	35,0	38,2	36,3	33,3	40,3	37,3	35,8	38,9	36,9	35,1
7	Ширина барабанной камеры	16,9	15,5	14,3	17,0	15,6	14,2	17,1	15,9	14,7	16,8	15,6	14,6	17,2	15,2	14,5	16,6	15,6	14,8
8	Длина диастемы	38,8	36,9	35,4	38,5	36,8	35,2	40,2	38,3	36,5	39,3	37,0	33,9	40,2	37,1	35,3	39,4	37,6	35,1
9	Длина ряда верхних коренных зубов	26,6	25,5	23,7	27,4	25,4	23,2	25,9	24,6	23,6	26,8	25,6	24,1	27,9	25,2	23,7	28,1	26,0	23,9
10	Длина ряда верхних зубов в мм	16,5	15,6	14,5	16,4	15,5	14,4	16,3	15,1	14,4	16,4	15,9	14,7	16,2	15,3	14,3	17,5	16,1	14,7
11	Длина последнего верхнего зуба	34,5	31,0	29,3	34,0	31,4	29,3	34,4	31,6	29,0	32,9	30,3	27,9	33,1	30,7	28,3	33,3	30,5	28,3

При сопоставлении индексов, приведенных в таблице, видно, что краниологические различия, с одной стороны, между ондатрами некоторых областей СССР, с другой — между нашей ондатрой и канадской весьма незначительны.

Следует указать, что в строении черепа американской норки (Попов [3]) и енотовидной собаки (Геллер [1]), акклиматизированных в европейской части СССР, отмечены довольно существенные изменения, несмотря на то, что они в сравнении с ондатрой интродуцированы позже.

Это в некоторой мере станет понятным, если учесть следующие обстоятельства. Изменения в строении частей черепа в первую очередь связаны с переменой пищи. Для целей размножения норки в естественных угодьях в качестве племенного материала использовались полуодомашненные зверьки. Енотовидная собака поступала также из звероводческих хозяйств и частично с Дальнего Востока. Следовательно, эти хищники попадали в новую обстановку, весьма отличную по кормовым условиям. Между тем пища ондатры в отношении видового состава, поедаемых органов растений, структуры последних и объема пережевываемой массы не подвергалась столь сильным переменам.

Результаты исследований позволяют сделать следующие выводы.

Строение черепа ондатры, акклиматизированной в разных географических областях, изменяется сравнительно медленно, что, видимо, в первую очередь связано с относительно однообразной пищей и сходными условиями ее добывания в различных частях ареала вида.

Изменения, которые можно было подметить при исследовании черепов указанным выше методом, не могут явиться основой для выделения географических форм ондатры.

Изменение особенностей строения кожного и волосяного покрова, происшедшие за те же сроки жизни ондатры в новых условиях, выражены более заметно. Повидимому, имеется возможность произвести деление шкурок акклимматизированной ондатры на кряжи, поскольку их товарное качество неодинаково в различных географических областях.

Литература

1. Геллер М. Х., Итоги и перспективы акклиматизации уссурийского енота (Nyctereutes procyonoides Gray) в условиях северо-запада европейской части СССР, автореферат, 1950.— 2. Огнев С. И., Звери СССР и прилежащих стран, т. VI, 1948.— 3. Попов В. А., Материалы по экологии норки (Mustela vison Br.) и результаты ее акклиматизации в Татарской АССР, Тр. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол. и с.-х. наук, вып. 2, 1949.— 4. Церевитинов Б. Ф., Изменчивость меха ондатры в связи с ее акклиматизацией в СССР, Тр. Всес. н.-иссл. ин-та охотничьего промысла, вып. 10, 1951.— 5. Dozier Herbert L., Sex ration and weights of muskrats from the Montesume National Wildlife Refuge, J. Wildlife Management, vol. 9, No. 3, 1945.— 6. Hollister N., A systematic synopsis of the muskrats, North American Fauna, No. 32, 1911.— 7. Johnson Charles E., The muskrat in New York: its natural history and economics, Roosewelt Wild Life Bulletin, vol. 3, No. 2, 1925.— 8. Lantz D. E., The muskrat as a fur bearer with notes on its use as food, U. S. Dept. Agric. Farmes Bull., No. 869, 1923.— 9. McCann Lester J., Notes of growth, sex and age rations and suggested management of Minnesota, J. Mammology, vol. 25, No. 1, 1944.— 10. Mohr E., The muskrat, Ondatra zibethica (Linnaeus) in Europe, J. Mammology, vol. 14, No. 1, 1933.— 11. Müller G., Die Herkunft der Bisamratte, in Mitteleuropa, Wissenschaftliche Zschr. der Martin Luther Univezsität Halle Wittenberg, Jg. 1, Hft. 1/2, 1951/1952.— 12. Toldt K., Die Bisamratte (Fiber zibethicus L.), mit besonderer Berücksichtigung ihres Auftretens in Österreich. Arbeiten der Reichs-Zentrale für Pelztier- und Rauchwaren-Forschung, 1929.— 14. Ulbrich J., Die Bisamratte: Lebensweise, Gang ihrer Ausbreitung in Europa, Dresden, 1930.— 14. Warwick T., A contribution to the ecology of the muskrat (Ondatra zibethica) in the British Isles, Proc. Zool. Soc. London, ser. A. vol. 110, 1940.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ЧАСТНАЯ ФИЗИОЛОГИЯ ОРГАНОВ ДВИЖЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ КАК ОДНА ИЗ АКТУАЛЬНЫХ ПРОБЛЕМ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ

В. Г. КАСЬЯНЕНКО

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

«Есть один очень важный и огромный орган, физиологии которого я не касался, иннервация которого, однако, и пространственно, и во времени преобладает над всеми другими иннервационными приборами. Этот орган — скелетная мускулатура. Вся видимая жизнь организма, все соотношения его с внешним миром производятся при помощи мышечной системы».

И. П. Павлов

Скелет и скелетная мускулатура, как известно, составляют основную массу тела позвоночных и, в особенности, млекопитающих, причем удельный вес скелетных мышц и сложность взаимных соединений костей скелета возрастают с приобретением теплокровности, с увеличением подвижности животных. Об особом значении для жизнедеятельности животного органов движения свидетельствует также и резкое преобладание их иннервационного аппарата над таковым прочих систем органов.

Известно, какое значение придавал И. П. Павлов скелетной мускулатуре и ее иннервации. И действительно, велико значение детальных знаний не только основных органов движения и их вспомогательных органов, но и специфических особенностей их кровоснабжения и иннервации для освещения важнейших вопросов в области физического воспитания человека, для решения проблемы направленного воспитания животных, а также актуальных вопросов частной хирургии и ортопедии. Нельзя сказать, чтобы изучению анатомии органов скелета и скелетной мускулатуры человека, равно как и отдельно взятых сельскохозяйственных животных, не было в прошлом уделено внимания, но можно с уверенностью утверждать, что физиология и, прежде всего, частная физиология органов движения была и есть пасынком как физиологии, так и анатомии. Правда, о каждом костном звене, о каждом суставе и о каждой отдельно взятой мышце в описательной анатомии имеется определение их функций, но эти определения порой слишком далеки от истины и обычно не подкреплены ни наблюдением на живом, ни экспериментом, ни сравнительноморфологическими и историческими сопоставлениями. Главное же — это полный отрыв частей тела от тела как целого, это искусственно изолированное определение функции отдельно взятого сустава, отдельной мышцы, как каких-то независимых друг от друга частей и признаков.

Достаточно открыть любое руководство по анатомии человека или сельскохозяйственных животных, чтобы убедиться в том, насколько иногда искусственно подобрана функция для мышц и как обособленно описаны эти органы с их собственными сосудами и нервами.

Но если анатомия органов движения человека разработана еще относительно полно, то этого никак нельзя сказать об анатомии животных, в том числе и наиболее подробно изученных сельскохозяйственных животных. В то же время известно, что все учение об экстерьере сельскохозяйственных животных построено на оценке «красот и пороков» внешних форм тела и его пропорций, т. е. форм, определяемых, прежде всего, скелетной мускулатурой и выступающими частями скелета. Достойно сожаления, что сравнительной анатомии млекопитающих никогда не уделялось внимание, хотя бы отчасти такое же, какое уделялось в зоологии изучению сравнительной анатомии низших позвоночных, особенно рыб. Просто можно сказать: млекопитающие — так уже сложились ложные традиции — в отношении строения и отправлений их тела не были обычно объектами исследования сравнительных анатомов. Если не считать ограниченного числа (большей частью старинных) анатомических монографий, посвященных отдельным диким формам, подробно изучена описательная анатомия лишь сельскохозяйственных животных, причем главным образом лошади.

При описании строения тела сельскохозяйственных животных заимствовались из описательной анатомии человека, как правило, не только номенклатура и методика исследования, но и функциональная оценка органов аппарата движения [3].

Основанием для оценки работы скелетных мышц принято считать обычно направление мышцы в целом, отчасти направление ее волокон, и ее отношение к вершине, открытому углу или боковым поверхностям сустава. Определялась функция отдельно взятой мышцы, причем если эта мышца многосуставная, дробилась и ее функция. Устанавливалось огульное противопоставление друг другу мышц антагонистов, совершенно игнорировалась групповая функция мышц и не учитывалась тесная зависимость в работе смежных суставов конечностей и в сочетанной работе суставов конечностей и туловища.

Именно отсутствием целостности представления о строении и отправлениях тела, о его пластичности, о диалектическом единстве организма и среды можно объяснить появление таких реакционных идей в морфологии, как «учение», проповедываемое в последние годы Б. Шеффером и ему подобными в Америке, о специализации как процессе, ведущем к тупику в эволюции, о пределе эволюции, будто бы достигнутом млекопитающими, которых ждет теперь вымирание, равно как и искусственное противопоставление формы функции (В. Любош). Ложно также представление об утрате организмом высших позвоночных пластичности, вследствие сложной дифференцировки их систем и аппаратов. Труды А. Н. Студитского и его учеников дают все новые и новые доказательства в пользу неограниченных возможностей к регенерации и воссозданию целостности органов аппарата движения с полным восстановлением их функции у таких высокодифференцированных и подвижных позвоночных, как птицы.

Значительный интерес в деле выяснения пластичности органов движения и потенциальных способностей к перестройке этих органов у млекопитающих представляют данные, полученные в опыте на млекопитающих на экспериментальной базе нашей лаборатории [1]. В этом опыте, заключавшемся, в частности, в ранней ампутации боковых лучей кисти и стопы у собаки, было установлено следующее. Межкостные мышцы ампутированных боковых лучей приобретают новые точки приложения своей силы на оставшихся срединных лучах, принимая при этом диаметрально противоположную функцию: из приводящих они становятся отводящими, как бы компенсируя разведением срединных лучей недостающую площадь опоры конечностей.

[1] Данные из диссертации Р. Г. Радиловской (1953).

Если нет вблизи «культи» сухожилия костного луча, то сухожилия длинных мышц — пальцевых разгибателей ампутированных лучей усиливают сухожилия соседних мышц, разгибающих оставшиеся лучи. Вплетаясь в эти сухожилия, они компенсаторно усиливают их функцию. Одновременно они способствуют либо расширению, либо сужению площади опоры, в зависимости от того, какие лучи ампутированы,— крайние или срединные.

Приобретение новой функции мышцами в опыте сопровождается адэкватными изменениями в суставном рельефе, примером которых может быть приобретение заметных различий в размерах и степени выступания мыщелков дистальных блоков костей метаподия остающихся лучей, если другие ампутированы.

При определении мышц-антагонистов в литературе установилось неправильное представление, будто этот антагонизм, равно как и функция мышц, определяемая спецификой иннервации,— неизменяемы, причем эта стабильность будто бы определяется различной иннервацией мышц-антагонистов. При этом совершенно не учитывалась возможность ярко выраженного «аутоантагонизма» [2] в мышечных группах проксимальных звеньев конечностей млекопитающих, когда одна и та же мышца в противоположных фазах движения включается в диаметрально противоположное действие двух антагонистических по отношению к данному суставу мышечных групп.

Насколько механистичен был до последнего времени перенос данных из анатомии человека в анатомию животных и, в частности, в анатомию таких специализированных форм, как копытные, можно судить хотя бы по тому, что даже мышцы, самостоятельные у человека, но утратившие частично или полностью эту самостоятельность у животных (особенно у копытных), продолжают описываться для последних как самостоятельно функционирующие мышцы. Достаточно в этом отношении вспомнить хотя бы мышцы, ведающие движениями стопы непарнопалых [2], или глубокие дорсальные мышцы туловища копытных, настолько утратившие свою самостоятельность, что могут быть только искусственно отделены от общей мышечной массы выпрямителей спины.

Особенно поверхностны наши представления о соединительнотканных вспомогательных образованиях мышечной системы у животных (фасции, слизистые сумки, сухожилия, соединительнотканная строма мышц), чем можно в значительной мере объяснить и несовершенство наших представлений о функции мышц. Но главная причина, лишающая нас возможности составить полное представление о сложных отправлениях аппарата движения,— это совершенно недостаточное знание строения и функции суставов, их сопряженного действия, а также отсутствие достаточных представлений о характере взаимоотношений между сосудистыми и нервными периферическими аппаратами, с одной стороны, и органами движения, с другой.

В свое время один из крупнейших отечественных маммалиологов — Браунер с полным основанием утверждал, что мы не обладаем еще достаточным сравнительноостеологическим критерием для анализа костного ископаемого материала по млекопитающим. Что же говорить о сравнительной артрологии и, тем более, о сравнительной миологии млекопитающих — двух сложнейших разделах сравнительной морфологии!

Достаточно глубокое и научно обоснованное решение важнейших вопросов, связанных с проблемой происхождения видов, немыслимо без установления видовых признаков и отличий в строении тела животных, без точной анатомической расшифровки изменчивости и связанных с ней так называемых вариантов в строении тела и его частей. Оценка современ-

[2] Например: m. peronaeus III, tibialis ant., m. extensor digit. pedis longus и др.

ных видов должна получить также историческое освещение. В то же время палеонтологические летописи по позвоночным вообще и по млекопитающим в частности грешат грубыми неточностями. Ведь для того, чтобы восстановить образ жизни ископаемого животного, необходимо, прежде всего, «одеть» его скелет мышцами и соединительнотканными образованиями, а для этого надо обладать искусством «чтения» по форме костей и их суставных концов — соотносительного развития, топографии и функции как активных органов движения мышц, так и их пассивных вспомогательных соединительнотканных органов. Без достаточно глубокой сравнительноанатомической и исторической разработки органов движения у современных форм млекопитающих с учетом различной среды их обитания такое «чтение» остается для нас в значительной мере недоступным.

Э. Геккель предложил в свое время метод тройного параллелизма в морфологических исследованиях, успешно примененный со временем на низших позвоночных А. Н. Северцовым и его учениками. Однако этот испытанный метод анализа структуры и функции органов недостаточно еще использован при изучении строения и отправлений тела млекопитающих. В то же время в сочетании с экспериментальным методом он мог бы сыграть значительную роль в выполнении требований, предъявляемых морфологам теорией и практикой современной, мичуринской биологии.

Успешное сочетание морфологических методов исследования с экспериментальным методом, а также с наблюдениями на живых животных в естественных или приближенных к ним условиях, открывает широкие возможности для решения не только актуальных вопросов морфологии, но и вопросов видообразования и породообразования.

Коллектив научных сотрудников Отдела сравнительной морфологии Академии наук УССР на протяжении ряда лет работает над решением актуальных вопросов сравнительной артрологии млекопитающих, причем решение этих вопросов является не целью, а средством — одним из этапов на пути к решению кардинальных вопросов частной физиологии аппарата движения и опоры млекопитающих, на пути к выяснению закономерностей как биологической, так и направляемой волей человека эволюции структуры и функции органов этого аппарата в различных условиях внешней среды.

Для достижения этой цели применяется широкое сравнительноанатомическое исследование, причем, наряду с обычным препаровальным методом и анализом суставного рельефа, используются также методы просветления, тонкой инъекции сосудов.

При сравнительноанатомическом исследовании суставов и мышц млекопитающих особенно важен выбор объектов исследования, облегчающий вскрытие пластичности и потенциальных возможностей тела к перестройке в различных условиях внешней среды.

Изучая детально суставной рельеф, его направляющие, тормозные, рессорно-буфферные и прочие приспособления и сопоставляя их особенности у животных с различно функционирующими конечностями, мы уже в процессе сравнительноостеологического исследования получаем предварительное представление о функции суставов. В дальнейшем оно углубляется и коррегируется данными, получаемыми путем препаровки связочно-хрящевого аппарата суставов и проверки движений, искусственно вызываемых на нефиксированных суставах. При этом уточняется также отношение мышц и их вспомогательных органов к суставу и исследуется сосудисто-нервный рельеф суставов. Наконец, проверка движений в отдельных суставах и степени их сопряженности в дальнейшем, как об этом уже упоминалось, завершается на живых животных. Одновременно, с целью более глубокого изучения истории возникновения новых признаков в процессе эволюции, необходима, наряду с палеоморфологическими

экскурсиями, постановка опытов как с выключением отдельных лучей, связок, мышц, так и с применением дополнительной нагрузки на тело, частичной или общей иммобилизацией суставов и т. д.

Завершающим этапом исследования аппарата движения млекопитающих должно явиться сравнительноанатомическое, историческое и экспериментальное изучение скелетной мускулатуры со сложным комплексом ее вспомогательных органов.

Известно, какое большое значение придавал В. О. Ковалевский при решении важнейших вопросов эволюционной палеонтологии сравнительномиологическим исследованиям. В одном из своих писем к брату — А. О. Ковалевскому Владимир Онуфриевич писал о том, как увлекают его вопросы сравнительной миологии, особенно млекопитающих, в свете изучения их эволюции, и просил брата о содействии в подыскании интересующего его материала, а именно животных с различной степенью специализации их конечностей. «...Мне стало очевидно,— писал В. О. Ковалевский,— что наступает переворот в сравнительной анатомии позвоночных, и скелета одного мало, или, лучше сказать, он недостаточно понят; для этого нужна миология...» [3]

Исследование конечностей млекопитающих под углом зрения сравнительной артрологии и экспериментальной оценки работы суставов предоставляет в наше распоряжение новые данные о функции не только отдельных мышц, но и, что особенно ценно, мышечных групп.

Особое значение для освещения причин и путей перестройки органов движений у животных приобретает исторический критерий с учетом зависимостей в цепи: измененные требования среды — измененная функция — адэкватная перестройка органа. При этом учитываются сложно сочетанные между собой как количественные, так и качественные изменения.

Образным примером таких зависимостей может служить история приспособлений конечностей млекопитающих к различному типу опоры. Так, переход от стопо- к пальце- и фалангохождению и приспособление конечностей к новому типу опоры влечет за собой ряд значительных изменений в строении наиболее сложных корневых отделов кисти и стопы — в запястье и предплюсне. Одним из частных примеров таких изменений может быть история развития центральной кости запястья от самостоятельного компонента в кисти, допускающей переднее прогибание (грызуны, обезьяны), до полного слияния ее с соседними компонентами [5]. Способность к переднему прогибанию падает с переходом к пальце-фалангохождению в связи со все большим развитием направляющих приспособлений и передних ограничителей. Установлено, что последние приобретают характер плоских горизонтальных передних суставных поверхностей, причем одновременно происходит волярное смещение выпукловогнутых (динамических) отделов суставных поверхностей.

Значительная перестройка происходит также при переходе в процессе эволюции млекопитающих к иному типу опоры в предплюсне и выше расположенных звеньях конечностей [1, 2, 7]. Так, установлена зависимость между массой тела и характером опоры животных, с одной стороны, и характером суставного рельефа и степенью асимметрии мыщелков и скошенности винтов — с другой; пролит свет на причины возникновения суставных выпуклостей и вогнутостей, на строго направленное «разнообразие» движений в суставах копытных. Рядом исследований сотрудников отдела вскрыты эволюция и функция стато-динамических аппаратов суставов конечностей сельскохозяйственных животных, обеспечивающих приспособление конечностей к длительным, однообразным, направленно воспринимаемым, нагрузкам. Расширено также современное представле-

[3] Письмо № 29 к А. О. Ковалевскому (В. О. Ковалевский, 1950). Разрядка моя.— *В. К.*

ние о тормозных приспособлениях суставов. Подготовлена почва для пересмотра данных о частной и особенно о групповой функции мышц в свете новых данных о сочетанных движениях в смежных суставах конечностей, о замковых и направляющих приспособлениях в ведущих суставах, определяющих состояние прочих суставов и конечностей в целом при опоре и движении[4].

С перестройкой суставов тесно связана и перестройка их кровоснабжения и иннервации. Поэтому для полного освещения актуальных вопросов частной физиологии аппарата движения млекопитающих недостаточно только сравнительноанатомическое исследование органов этого аппарата. Завершающим этапом в изучении частной физиологии органов движения должно явиться обобщение данных по сравнительной анатомии соматической периферии двух генеральных систем, интегрирующих все органы движения в единый целостный аппарат,— сосудистой и нервной. Как пример тесной зависимости между сосудами, питающими сустав, и суставом как органом движения, в процессе его перестройки, могут быть приведены данные, полученные при сравнительноанатомическом исследовании кровоснабжения коленного сустава[5].

Так, по ходу этого исследования установлено, что боковые сосуды, питающие сустав, животных, не обладающих коленной чашкой, характеризуют коленный сустав у животных с конечностями, приспособленными к флексорной статике (земноводные, рептилии). В то же время сосуды, подходящие к суставу со всех сторон и образующие сосудистое сплетение с внутрисуставными коллатералями, характеризуют коленный сустав животных, обладающих коленной чашкой и рядом других новых органов (мениски, внутрисуставные связки и т. п.), приспособленный к экстенсорной статике конечностей.

Неодинаковый характер опоры тазовых конечностей также определяет различное строение кровеносной системы коленного сустава. Так, при преобладающей загрузке внутреннего отдела коленного сустава этот отдел получает более интенсивную васкуляризацию (большее количество и больший суммарный диаметр сосудов). При прогрессивном развитии статических приспособлений в коленном суставе (у копытных) получают наибольшее развитие сосуды, питающие те органы и отделы сустава, которые максимально загружены при стоянии животного. При этом большое значение принадлежит массе тела. Так, мелкие жвачные по строению коленного сустава и его сосудистой системы ближе к пальцеходящим (хищным), чем к крупным жвачным. Энергично при этом перестраиваются и внутриорганные сосудистые сети.

Сравнительноанатомическое исследование иннервации и кровоснабжения органов движения прольет свет на характер тех сложных взаимоотношений и причинных связей, которые существуют между формой и функцией, между средой и организмом в их историческом становлении и взаимной обусловленности — почетная задача советских морфологов. Одним из наиболее благодарных для этого аппаратов является аппарат движения.

Руководствуясь общими, ведущими теоретическими положениями Мичурина и Павлова, советские морфологи могут и должны решить ряд наиболее актуальных теоретических вопросов сравнительной анатомии и эмбриологии, а также вопросы породной анатомии, для научного обоснования направленного разведения и породообразования животных. Вопросы влияния различного кормления и различных условий воспитания на формирование плода, на телосложение сельскохозяйственных животных и историю возникновения их главных породных качеств — относятся

---

[4] Исследования о коленном суставе (Г. С. Абельянц, 1950), о тарсальном суставе (В. Г. Касьяненко, 1947—1952), о запястье (С. Ф. Манзий, 1949—1952) и др.

[5] Из диссертации П. М. Мажуги (частично опубликована в «Докладах АН УССР», № 5, 1951).

к наиболее актуальным вопросам советской морфологии. Работы С. Н. Боголюбского и его учеников в области исследования гистогенеза скелета, мышц и кожи сельскохозяйственных животных, в свете воспитания животных в различных условиях внешней среды, представляют в этом отношении значительный интерес.

Наш долг — обеспечить дальнейшее расширение и совершенствование существующей методики морфологического исследования в направлении естественного сочетания сравнительноанатомического и исторического методов исследования с экспериментальным, т. е. с методом, к применению которого так горячо призывал в свое время Климентий Аркадьевич Тимирязев и которым с таким успехом все более широко овладевают советские морфологи.

Литература

1. Абельянц Г. С., Коленный сустав некоторых домашних копытных, канд. дисс., Киев, 1949.— 2. Касьяненко В. Г., Аппарт движения и опоры лошади, Киев, 1947.— 3. Касьяненко В. Г., Вопросы частной физиологии аппарата движения сельскохозяйственных животных, АН СССР, Тр. Совещ. по биол. основам повышения продуктивности животноводства, М., 1952.— 4. Мажуга П. М., Кровоснабжение коленного сустава в свете его строения и функции, канд. дисс., Киев, 1953.— 5. Манзий С. Ф., Центральная кость, как важный функциональный компонент запястья у современных млекопитающих, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. III, 1950.— 6. Манзий С. Ф., Общие принципы строения и функции кисти некоторых насекомоядных, грызунов и хищных, Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. III, 1950.— 7. Осинский П. А., Об особенностях строения и функции тазобедренного сустава крупного рогатого скота, Тр. Киевск. вет. ин-та, т. X, 1950.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ КИСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

С. Ф. МАНЗИЙ

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

Настоящее исследование кисти является одним из разделов более широкого исследования аппарата движения и опоры млекопитающих, проводимого коллективом морфологов под руководством В. Г. Касьяненко.

Эти работы ведутся в сравнительноанатомическом аспекте с применением метода функционального анализа, а в последнее время также экспериментального метода.

Рассматривая организм животного как единое целое и учитывая, что грудная конечность функционирует как сложный аппарат, звенья которого в своей функции подчинены общей функции конечности, мы, прежде чем приступить к непосредственному исследованию кисти, знакомились с экологическими особенностями данного животного, а также с морфофизиологическими особенностями его конечностей в целом.

Нами уже исследована кисть 137 видов следующих млекопитающих: однопроходные — 1, насекомоядные — 5, сумчатые — 8, неполнозубые —5, грызуны — 31, хищники — 13, ластоногие — 5, обезьяны — 5, парнокопытные — 51 и непарнокопытные — 13.

Материал исследовался в Зоологическом институте АН СССР, Институте зоологии АН УССР, а также в Сравнительноанатомическом музее научно-исследовательского института им. Лесгафта. Трупный материал мы получали главным образом из Киевского зоопарка.

Значительная часть полученных нами данных по отдельным группам животных изложена в опубликованных статьях [10—16]. Это избавляет нас от необходимости детального изложения их здесь. В настоящем сообщении мы намерены коснуться только тех вопросов, вытекающих из наших исследований, которые проливают свет на эволюцию кисти млекопитающих. Говоря об эволюции кисти, мы не понимаем под этим какой-то самостоятельный, не связанный с эволюцией всего организма, процесс.

Мы избрали кисть как наиболее активно перестраивающийся под воздействием условий среды отрезок грудной конечности с тем, чтобы данные, полученные на этом материале, способствовали более глубокому пониманию эволюции организма в целом. Энгельс писал: «Чтобы понять отдельные явления, мы должны вырвать их из всеобщей связи и рассматривать их изолированно...» [19, стр. 184].

В свете наших данных мы остановимся на следующих вопросах, которые, на наш взгляд, проливают свет на эволюцию кисти млекопитающих: об исходном количестве лучей кисти; о судьбе центральной кости запястья; о перестройке суставного рельефа запястья в связи с изменением характера опоры; о зависимости строения запястья от строения предплечья и, наконец, об использовании данных функционального анализа для выяснения эволюции функции кисти.

Исходное количество лучей кисти

Несомненно этот вопрос является одним из наиболее интересных вопросов, касающихся эволюции кисти четвероногих, и ему издавна уделялось большое внимание со стороны морфологов. По поводу исходного количества лучей кисти было высказано немало различных мнений и дано схем строения примитивного автоподия. Однако все эти мнения, за редким исключением, могут быть сведены в две группы. Одни морфологи, и прежде всего автор теории архиптеригия К. Гегенбаур (Gegenbaur [21]), считали исходным числом лучей кисти — 5 (пентадактилия), подобно тому, что мы видим у современных пятипалых форм. Все же так называемые сверхкомплектные лучи, встречающиеся в виде более или менее развитых постоянных рудиментов либо как варианты в составе кисти, относились к категории уродств либо определялись как «сесамовидные» образования. Основным мотивом, на который ссылались эти ученые, оправдывая свою теорию, является то, что до сих пор науке неизвестны формы четвероногих, которые бы обладали более чем пятью лучами кисти.

Иного мнения придерживались другие морфологи, и прежде всего отечественные [17]. На основании данных эмбриологии и широких сравнительноанатомических сопоставлений эти ученые пришли к заключению, что эволюция кисти наземных из плавникообразных конечностей шла путем уменьшения числа лучей за счет утраты боковых из них. Изчезнувшие лучи в виде более или менее развитых рудиментов могут, как известно, встречаться и в кисти современных форм. Такими рудиментарными лучами являются второй и четвертый у лошадей, второй и пятый у жвачных, первый и пятый у всеядных, предпервый и послепятый лучи у различных пятипалых стопо- и пальцеходящих животных. Вот почему, по мнению этих морфологов, исходной следует считать не пятипалую, а семипалую кисть.

Кроме того что было доказано эмбриологическое сходство между рудиментами различных по счету лучей, была также доказана общность их и в других отношениях. Так, например [9], исследованием иннервации предпервого луча у грызунов было доказано, что она ничем по существу не отличается от иннервации других лучей кисти этих животных.

Однако и в новых анатомических работах, вышедших за рубежом, теория исходной семипалости не находит отражения [25] либо приводится как недоказанная [23]. Поэтому вопрос об исходном числе лучей кисти не может считаться окончательно решенным и в настоящее время.

Исследуя строение кисти у различных по характеру приспособления их грудных конечностей млекопитающих, мы установили, что Praepollex является постоянным составным компонентом кисти у подавляющего большинства исследованных нами пятипалых форм. Мы не обнаружили его только у ежа и землеройки — среди насекомоядных, у зайца — из грызунов и у куньих — среди хищников.

Степень развития обнаруженного нами рудимента предпервого луча у различных животных неодинакова: у одних из них — это небольшая закругленная косточка, могущая быть принятой за типичную сесамовидную, у других — этот рудимент по форме и строению не отличается от истинных пальцев и даже одет в роговой наконечник — коготок. Только сопоставление всех этих образований в порядке сходства показывает их гомологичность и что они по своей природе являются рудиментами предпервого луча исходной кисти. Praepollex всех исследованных животных располагается на задневнутренней поверхности кисти. Своим проксимальным концом он никогда не сочленяется с нижним рядом запястья, как другие лучи, а только с верхним рядом. Дистальным своим концом он направляется вниз, отклоняясь одновременно назад, внутрь либо наружу, в зависимости от того, какую функцию сохранил Praepollex. На нем, как правило, фиксируются: на передней поверхности порция сухожилия

длинного мускула, отводящего большой палец (m. abduct. pollic. longus), а на задней — головка межкостного мускула (m. inteross. medius). Что же касается формы этого рудимента, его размеров и строения, то, как указывалось выше, существует большое разнообразие у различных животных. Некоторые из этих различий мы приводим здесь.

Лучше, чем у других млекопитающих, предпервый луч развит у лемингов. У них он состоит из двух костных цилиндрических члеников. Проксимальный членик имеет форму типичной пястной кости, с утолщенными обоими концами, особенно верхним. На верхнем конце он несет плосковогнутую суставную фасетку для сочленения с задненижней поверхностью внутренней кости верхнего ряда запястья. К нижнему утолщению проксимального членика присоединяется значительно меньший второй членик, по форме напоминающий третью фалангу пальцев. У Dicrostomyx torquatus этот членик оказался спрятанным в типичный для данного животного роговой коготок (рис. 1). Длина этого «сверхкомплектного» луча у лемингов значительно превышает длину первого пальца. Предпервый и первый лучи плотно прилегают друг к другу, направляясь от запястья вниз и назад. Странным кажется только то, что Praepollex лемингов как будто повернут на 180° вокруг своей продольной оси, благодаря чему его коготок выпуклой поверхностью обращен назад. Строение и топография его дают право предполагать, что у лемингов он сохранил опорную функцию.

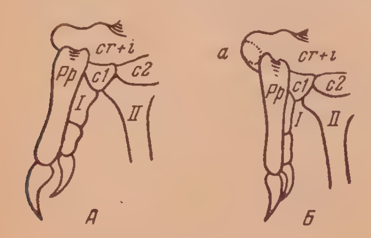


Рис. 1. Praepollex копытного леминга: *А* — в естественном положении, *Б* — повернутый на 180°

Pp — praepollex, *cr + i* — промежуточно-лучевая запястная кость, *c1* — первая и *c2* — вторая запястные кости, *a* — фасетка для сочленения с *I* — первой и *II* — второй пястными костями

Хорошо развит Praepollex у бобра. Здесь он также состоит из двух члеников, но нижний из них является хрящевым. Форма его плоская, лопаткообразная. Одной своей поверхностью он обращен к кисти, а второй — назад и внутрь. При плавании животного он из сагиттальной становится во фронтальную плоскость, увеличивая площадь кисти.

У суслика Praepollex также плоский, лопаткообразный, но значительно слабее выражен, чем у бобра. Особенно слабо развит его нижний членик. Здесь он включен в состав внутренней стенки волярного желоба запястья для сухожилий сгибателей пальцев.

Двучленным рудиментом предпервого пальца обладает белка, но у нее он еще короче, чем у суслика. У белки он тоже входит в состав стенки волярного желоба запястья.

У слепыша и байбака Praepollex представлен одним костным члеником неправильной треугольной формы. Praepollex выхухоли настолько похож на добавочную кость, что получается как бы две добавочные кости: наружная и внутренняя, а между ними проходят сухожилия сгибателей пальцев.

У большинства мелких грызунов (Apodemus agrarius, Rhobomys opimus, Glis glis, Nesokia indica, Mesocricetus koenigi и др.) Praepollex саблевидный. Своим утолщенным концом он сочленяется с запястьем, а противоположным направляется назад к вершине добавочной кости, превращая у некоторых видов волярный желоб в костное кольцо.

У крота, как известно, на медиальной поверхности кисти имеется длинная кость, которую обычно называют серповидной (os falciforme). Она полностью соответствует Praepollex других животных. Функция ее заключается в увеличении площади кисти при рытье земли.

У хищников, обладающих Praepollex, он имеет форму гороховидной кости, сочленяющейся с промежуточно-лучевой костью. На его свободной закругленной поверхности фиксируются те же мускулы и связки, что и у других животных.

Учитывая большую частоту встречаемости Praepollex у различных млекопитающих, однотипность его топографии и характера сочленения с запястьем, наличие в его составе мускулов и нервов, подобных таковым других пальцев, а также принимая во внимание то, что у леммингов по форме он ничем не отличается от других пальцев и даже длиннее первого пальца, мы считаем его рудиментом луча исходной кисти, располагавшегося медиально от современного первого пальца.

Так как во всех наших случаях этот рудимент сочленяется не с нижним, а с верхним рядом запястья, а иногда также с нижним концом лучевой кости, мы склонны думать, что и первый луч отходил от медиальной поверхности предплечье-запястного сочленения.

Наряду с Praepollex в литературе часто упоминается о наличии Postminimus, как рудимента седьмого пальца исходной кисти. Но мы не обнаружили его ни в одном случае даже у тех млекопитающих, у которых предпервый луч прекрасно сохранился. Вместе с тем от латеральной поверхности предплечье-запястного сустава отходит добавочная кость, располагающаяся снаружи и сзади от пятого пальца. Ее расположение, а у выхухоли также форма, почти в точности соответствуют Praepollex. Мы присоединяемся к мнению тех морфологов, которые считают добавочную кость видоизмененным седьмым лучом исходной кисти.

В заключение можно сказать, что наши данные в значительной мере способствуют выяснению истинной природы Praepollex, как рудиментарного луча кисти, и тем самым опровергается теория исходной пятипалости.

Однако эволюция кисти шла не только по пути редукции крайних ее лучей. Не менее существенными являются эволюционные изменения состава запястья и расположения его компонентов. Одним из наиболее интересных и вместе с тем наименее выясненных вопросов в этом отношении является вопрос о судьбе центральных костей запястья, к которому мы и переходим.

Центральная кость запястья

Существует немало схем гипотетического исходного запястья четвероногих, но ни одна из них в настоящее время не является общепризнанной. Зато есть ряд положений, с которыми согласны почти все авторы таких схем. Одним из таких положений является признание того, что компоненты исходного запястья не располагались в два ряда, как это характерно для большинства современных видов, а в нем имелось еще большее или меньшее количество центральных костей.

Из литературы известно, что центральных костей запястья может быть две, три и больше. В наших исследованиях встречалась либо только одна, либо ее не было вовсе, причем в последнем случае центральная кость, закладываясь у эмбриона, рано сливалась с одним из компонентов запястья. Вопрос о том, с каким именно компонентом она срастается, трактуется различно. Большинство авторов считают, что она срастается с лучевой запястной костью [23], а другие таким компонентом считают одну из костей дистального ряда запястья. Наконец, третьи считают, что центральная кость исчезает путем слияния с промежуточной костью [17].

Наше сравнительноанатомическое исследование центральной кости, с учетом функциональных особенностей грудных конечностей, позволяет высказать свое мнение о судьбе этой кости. Центральную кость мы обнаружили в запястье всех без исключения грызунов, двух представителей насекомоядных (крот, выхухоль), двух обезьян (Simis satirus, Ateles)

и у одного представителя копытных — у жиряка. Не обнаружена самостоятельная центральная кость у неполнозубых, сумчатых, хищников, ластоногих, некоторых насекомоядных и обезьян. Бросается в глаза большое сходство формы и топографии этой кости у всех животных, обладающих ею. Как правило, эта кость имеет форму неправильной трехгранной пирамиды, обращенной основанием вперед, а вершиной назад, однако вершина ее никогда не выходит на волярную поверхность запястья. Одной из своих боковых поверхностей она обращена вверх и сочленяется ею с промежуточной костью, если таковая самостоятельна, если же нет, — то с промежуточно-лучевой костью запястья. Эта поверхность самая обширная и выпуклая в поперечном направлении, вследствие чего верхушка кости загибается вниз. Две другие боковые поверхности образуют клин, направленный острием вниз между второй и третьей костями ниж-

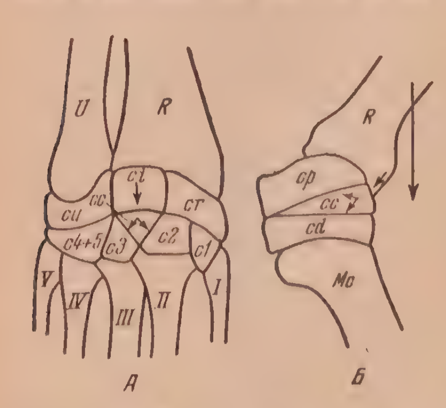


Рис. 2. Центральная кость запястья в роли дистального (*А*) и волярного (*Б*) клина

R — лучевая кость, *U* — локтевая кость, *cr* — лучевая запястная кость, *cl* — промежуточная запястная кость, *cu* — локтевая запястная кость, *cc* — центральная кость, *c1*, *c2*, *c3*, *c4 + 5* — кости нижнего ряда запястья, *I*, *II*, *III*, *IV* и *V* — пястные кости; *cp* — проксимальный и *cd* — дистальный ряды запястья, *Mc* — кости пясти. Стрелками показаны направления давления клина

него ряда запястья. Последние образуют продольный желоб для центральной кости. Передняя поверхность центральной кости несет на себе более или менее обширную суставную фасетку, посредством которой в момент переднего прогибания в запястье она сочленяется с лучевой костью предплечья (рис. 2, *Б*). Во всех остальных фазах движений в запястье эта фасетка свободна от сочленения и покрыта только суставной капсулой.

Какова же роль центральной кости в функции запястья и кисти в целом? Этот вопрос мы решали на свежем трупном материале путем изучения изменений положения центральной кости в различных фазах движения в суставе. Результат наблюдения таков. В момент переднего прогибания в запястье лучевая кость предплечья скользит по выпуклой поверхности костей верхнего ряда запястья, выходит далеко на их передние поверхности и вступает в контакт с центральной костью. Последняя оказывает сопротивление дальнейшему скольжению лучевой кости (рис. 2). Под нажимом лучевой кости центральная кость как бы «вколачивается» глубже в сустав, раздвигая смежные кости и напрягая связки. Таким образом достигается пружинное ограничение hyperextensio запястья стопоходящих.

Центральная кость является также клином, действующим в дистальном направлении, т. е. раздвигающим в стороны вторую и третью кости нижнего ряда запястья (рис. 2, *А*). У различных животных степень дистального вклинивания этой кости неодинакова. Глубже всего она сидит у зайца, байбака, морской свинки, водяной крысы, пищухи и др. У этих животных она настолько раздвигает кости дистального ряда, что вступает в сочленение с головкой второй пястной кости.

Раздвигая вторую и третью кости нижнего ряда в стороны и назад и сама входя в состав этого ряда, центральная кость способствует увеличению кривизны дуги, в виде которой расположены кости нижнего

ряда. Сила же тяжести тела, падающая на вершину этой дуги, наоборот, распрямляет ее, делает ее более плоской. Таким образом, центральная кость и здесь играет роль клина, увеличивающего пружинные свойства запястья и смягчающего резкие толчки.

Наши наблюдения и заключения о функции центральной кости подтверждаются данными, добытыми и на других животных. Известно, что у пальцеходящих отсутствует переднее прогибание в запястье. В силу этого лучевая кость не контактирует с центральной костью и не смещает ее в заднем направлении. Неподвижность ее по отношению к костям верхнего ряда ведет к срастанию с этим рядом. Поэтому у пальцеходящих, как правило, мы не видим самостоятельной центральной кости. Но и у них центральная кость не теряет функции дистального клина, выступая на нижней поверхности костей верхнего ряда в виде продольного гребня, направленного вниз между второй и третьей костями. Такой клин прекрасно выражен у многих хищников (собака, кошка, гиена), сумчатых (кенгуру, сумчатая куница, броненосец), у ластоногих (тюлень морж), у муравьедов, а также у некоторых насекомоядных (землеройка-бурозубка, водяная кутора). Иногда этот гребень так похож на самостоятельную центральную кость, что поневоле хочется отделить его от костей верхнего ряда. Возникает вопрос, с какой же из костей верхнего ряда срастается центральная кость в случае утери ею самостоятельности. Особенно этот вопрос неясен в тех случаях, когда промежуточная и лучевая кости запястья срастаются в одну (хищники, ластоногие). Однако и у этих животных заметно, что клин, образованный за счет центральной кости, располагается ближе к наружному отделу промежуточно-лучевой кости. Но убедительнее всего это видно на тех препаратах, где промежуточная и лучевая кости самостоятельны, а центральная утеряла самостоятельность. Здесь ясно видно, что именно промежуточная кость дополняется снизу клином, в точности напоминающим самостоятельную центральную кость и, как и она, входящим в желоб между второй и третьей костями запястья. К таким животным относятся землеройка-бурозубка, сумчатый барсук, муравьед и броненосец.

Таким образом, если на примере с Praepollex мы убедились, что эволюция кисти наземных четвероногих сопровождалась уменьшением количества лучей ее, то на примере с центральной костью мы убеждаемся, что и количество компонентов запястья уменьшается. Центральная кость, функционирующая у стопоходящих как тормозной клин при разгибании запястья, с переходом к пальцехождению теряет свою самостоятельность, срастаясь с промежуточной костью. Превращение ее в неподвижный продольный гребень на нижней поверхности костей верхнего ряда способствует устранению шаткости в межзапястном суставе и делает запястье в целом более устойчивым [10].

Однако неправильно было бы рассматривать это как упрощение запястья и кисти в целом, как путь к какому-то тупику в эволюции. Ведь, кроме таких количественных изменений, не менее важными являются изменения формы костей, особенно их суставного рельефа. Эти же изменения, как увидим ниже, идут по пути усложнения и открывают поистине неограниченные возможности эволюции для любого вида млекопитающих.

Приспособительные изменения суставного рельефа запястья

Анализируя данные, касающиеся суставного рельефа запястья исследованных нами млекопитающих, можно легко установить три принципиально отличные группы строения этого сустава, которые соответствуют трем типам опоры конечностей при передвижении животных: стопо-, пальце- и фалангохождению. Признаки каждой группы настолько выразительны, что дают возможность безошибочно, только по костям запястья

определять тип опоры животного, которому эти кости принадлежат. Отсюда можно заключить, что в процессе эволюции переход от стопо- к пальце- и к фалангохождению ярко отражается на характере суставного рельефа запястья. Правильно «читая» этот рельеф, можно более глубоко понять эволюционный путь, пройденный той или иной группой животных.

Так, например, при переходе к пальце- и фалангохождению изменения запястья происходят по двум направлениям: путем увеличения кривизны тех суставов, которые обеспечивают размах подвижности кисти, и путем развития приспособлений, направляющих эти движения в одной плоскости и ограничивающих их в крайних фазах.

Чем специфичен в самых общих чертах суставной рельеф запястья различных млекопитающих?

У стопоходящих (кроме узко специализированных форм, как например, крот) запястье является многоосным суставом с преобладанием сгибания в нем. О размерах дуги таких движений трудно говорить как о чем-то определенном, так как даже переднее прогибание здесь может быть увеличено, если искусственно увеличить нагрузку, направленную на такое прогибание. Это возможно благодаря тому, что в этом суставе у стопоходящих ограничивают движения в их крайних фазах не костные приспособления, а мягкие ткани. Все три этажа запястья таких животных могут быть охарактеризованы как проксимально выпуклые, со сглаженным суставным рельефом. Однако каждый этаж обладает и специфическими чертами, в силу которых и движения в них неодинаковы. Так, если сгибание и разгибание возможны во всех трех этажах и оси таких движений проходят через центр сустава, то ab- и adductio возможны преимущественно в предплечье-запястном, а pro- и supinatio — преимущественно в межзапястном суставе.

Плоских горизонтальных суставов или плоских отделов в суставах мы еще здесь не встречаем.

У пальцеходящих, как правило, пястье — одноосный сустав. Сгибание и разгибание в нем осуществляются вокруг осей, проходящих также почти через центр сустава. Но здесь не только устранены боковые движения, а и разгибание ограничено несравненно надежнее, чем у стопоходящих. В межзапястном суставе это достигается благодаря наличию вдоль переднего края его узкой плоской каймы, действующей как заставка [18] при разгибании. В предплечье-запястном суставе, обычно выпуклом в проксимальном направлении, появляется в заднем отделе сквозной поперечный валик, либо только снаружи, либо изнутри — выпуклости, обращенные вниз. Они-то и обеспечивают сгибание в этом суставе. Передний же проксимально выпуклый отдел его превращается в опорный при выдерживании тяжести тела.

В запястно-пястном суставе пальцеходящих существенных изменений по сравнению с таким суставом стопоходящих еще не наблюдается.

Запястье копытных характеризуется строгой одноосностью движений и наиболее определенным пределом разгибания в этом суставе. Оси сгибательно-разгибательных движений проходят через задний отдел сустава, а не через его центр, как у стопо- и пальцеходящих. Надежное ограничение разгибания достигается четкой дифференцировкой предплечье-запястного и межзапястного суставов на два отдела: задний, наделенный кривизной и обеспечивающий волярное сгибание, и передний плоский или изогнутый в противоположном по отношению к заднему отделу направлении, который и ограничивает переднее разгибание в данном суставе. Такая дифференцировка запястного сустава представляет важное преимущество многих копытных, обеспечивая возможность их грудным конечностям поддерживать тяжесть тела почти без затраты мышечной энергии. Передача тяжести тела на грудные конечности превращает их в надежные опорные столбы, а запястья при этом являются экстенсорными замками конечностей [16].

Так как выпуклости задних отделов двух верхних этажей запястья направлены навстречу друг другу, то верхний ряд костей запястья превращается в своеобразную распорку для разогнутого запястья.

По характеру устройства запястно-пястного сустава копытные могут быть разбиты на три группы. Ближе всего к пальцеходящим стоят в этом отношении многопалые копытные, каковыми являются свиньи, бегемоты, тапиры и носороги. У них запястно-пястный сустав равномерно выпуклый вверх.

У жвачных (Pecora) произошло сращение двух пястных костей в одну, которая несет на своем верхнем конце плоскую фасетку. Лишь наружный отдел этой фасетки в своей задней части закругляется вниз и образует валик. В силу этого запястно-пястный сустав жвачных обладает иногда значительной подвижностью в сторону волярного сгибания.

Этот же сустав у лошадиных и мозоленогих совершенно плоский и тугой. Его функция буферная.

Характерной чертой, свойственной всем этажам запястья копытных, является наличие в них продольных либо продольно косых гребней, направляющих движения в определенной плоскости и устраняющих боковые движения.

Все вышеизложенное, касающееся суставного рельефа запястья различных млекопитающих, можно истолковать следующим образом: плоские горизонтальные суставы запястья (амфиартрозы) и плоские отделы подвижных этажей запястья копытных эволюционно возникли не как самостоятельные образования, а только на базе подвижных суставов в результате их специализации. Следовательно, они представляют одну из наиболее новых, в историческом понимании, форм межрядовых сочленений запястья. Так, на стадии стопохождения этот тип сочленения еще не выражен; у пальцеходящих он уже намечается, но наивысшей ступени развития достигает у копытных форм. Широкое сопоставление дает возможность установить своеобразную гомологию этих форм сочленения копытных с подвижными сочленениями прочих млекопитающих [15].

Зависимости в строении запястья и предплечья

Предплечье является тем звеном грудной конечности, которое передает давление тяжести тела на кисть и воспринимает противоудары почвы, передаваемые кистью вверх. Оно непосредственно участвует в образовании верхнего этажа запястья, обуславливая различное строение этого сустава. У одних животных мы видим верхний этаж в виде изолированных лучезапястного и локтезапястного суставов, причем последний может быть образован непосредственно локтевой костью и костями запястья (сумчатые, ластоногие), либо же в нем имеется хрящевой мениск, делящий его в свою очередь на два этажа (человек, обезьяны). У большинства млекопитающих луче- и локтезапястные суставы сливаются в один предплечье-запястный сустав (грызуны, хищники, копытные).

Во всех случаях, когда лучевая и локтевая кости самостоятельны, они на своих нижних концах несут: лучевая — суставное углубление, а локтевая — суставную головку. Ни одна из известных нам теорий формообразования суставного рельефа не дает сколько-нибудь удовлетворительного объяснения этому явлению. Казалось бы, что раз эти кости составляют одно звено конечности и смещаются по отношению к запястью только совместно, то они должны бы обладать сходным суставным рельефом. В действительности же этот рельеф резко отличен. Для выяснения причины этого явления мы поинтересовались функцией каждой из костей предплечья в статике и динамике конечности. Оказалось, что ни у одного из исследованных нами млекопитающих локтевая кость не подпирает снизу плечевую кость, а только своей суставной вырезкой охватывает блок плечевой кости сзади и сверху, удерживая его на лучевой кости и

направляя движения в локтевом суставе в сагиттальной плоскости. Ясно, что плечевая кость, опираясь только на лучевую кость, передает давление тяжести тела только последней, а она в свою очередь передает его на запястье. Локтевая же кость если и играет в этом какую-то роль, то только потому, что она более или менее прочно соединена с лучевой. Таким образом, цепь: плечевая кость — лучевая кость — медиальный отдел запястья — лучи кисти можно рассматривать как проводник силы тяжести сверху вниз и силы противоударов снизу вверх.

Тот факт, что локтевая кость лучше всего выражена у животных, грудные конечности которых испытывают не только сжатие по длиннику, но и натяжение при лазанье по деревьям, при ползанье, при рытье земли и т. д., наводит на мысль, не является ли локтевая кость звеном в цепи натяжения. Одним из оснований для такого предположения является то, что, как показали наши наблюдения, у таких животных возможны не только вращательные движения костей предплечья, но и взаимная смещаемость их вверх — вниз. Последняя наблюдается при сжатии зейго- и автоподиев плечевой костью и почвой. При этом локтевая кость, «пружиня», как бы «уходит» вверх, скользя по лучевой кости.

С исчезновением натяжения грудных конечностей, как это имеет место у копытных, особенно у лошадей и мозоленогих, локтевая кость сильно редуцируется, что также говорит в пользу предположения о ее роли в натяжении конечности.

Небезинтересно отметить и то, что иногда локтевая кость прекрасно развита при отсутствии функции натяжения в грудных конечностях, например у хоботных. Но здесь мы имеем смену функции локтевой кости. В отличие от всех прочих млекопитающих, у хоботных локтевая кость выступает в качестве основного опорного столба в составе предплечья. В соответствии с этим ее нижний конец вооружен не головкой, а таким же углублением, какое имеется и на лучевой кости. Таким образом, и этот пример не опровергает, а подтверждает наше предположение о функции локтевой кости.

Заключительные соображения о функции запястья в свете эволюции кисти

Запястье стопоходящих животных, как известно, является многоосным суставом, однако преобладающим в нем являются сгибательно-разгибательные движения. У этих животных можно говорить о наличии волярного и дорсального сгибаний кисти. По всей вероятности, более древним из них является сгибание, и вот почему. Принято считать, что конечности наземных четвероногих произошли из плавникообразных конечностей. Можно думать, что такие плавникообразные конечности опирались на волярную поверхность. Опора и движение были весьма несовершенны. Дальнейшее усовершенствование движения происходило путем сокращения площади соприкосновения, т. е. путем отрыва от земли наиболее проксимального звена опорного отдела конечности. На определенном этапе эволюции таким звеном оказалось предплечье. Оно могло принять косое или вертикальное направление только с установлением переднего сгибания в запястье. Приобретение такого сгибания, очевидно, и обусловило возникновение стопохождения.

В сгибательно-разгибательных движениях запястья стопоходящих принимают участие все три этажа его, хотя и в разной мере. В связи с этим рельеф этих этажей представляет собой выпуклости, направленные вверх, на одних костях и соответствующие вогнутости на противоположных костях. За счет скольжений соприкасающихся фасеток обеспечивается переднее сгибание, а за счет разведения этих фасеток — заднее сгибание.

У пальцеходящих дорсальное сгибание сведено к минимуму и резко увеличено волярное сгибание. Запястно-пястный сустав из более или менее ровного горизонтального, каким он является у стопоходящих, становится лестничным за счет опускания одних и возвышения других пястных костей, а размах подвижности в нем сильно падает.

В межзапястном суставе появляются продольные гребни и желоба, направляющие движения в одной плоскости. Большой размах волярного сгибания здесь не может быть обеспечен только за счет разведения костей. В заднем отделе предплечье-запястного сустава уже появляется обращенный вниз суставный валик, обеспечивающий волярное сгибание в этом этаже. Ось этого валика является единственной осью движения в данном суставе.

У фалангоходящих существует только волярное сгибание запястья, размах которого иногда превышает дугу в 180°. Благодаря свободным маятникообразным движениям при беге животного крайнее разгибание запястья легко сменяется крайним сгибанием и наоборот. Здесь два верхних этажа превратились в гинглимы. Дуга подвижности запястья распределяется следующим образом: 60—65% — за счет предплечье-запястного и 35—40% — за счет межзапястного, а иногда также запястно-пястного суставов.

Запястье копытных является исключительно устойчивым в разогнутом состоянии. Это достигается благодаря превращению их запястно-пястного сустава в амфиартроз, а также благодаря тому, что два верхних этажа запястья в разогнутом состоянии представляют тип наиболее устойчивой опоры на три точки, из которых одна выставлена вперед (плоский отдел), а две другие — назад и в стороны (концы волярного валика гинглима).

Таким образом, между тремя основными типами опоры млекопитающих (стопо-, пальце-, фалангохождение) мы не обнаружили никаких промежуточных типов. Возникает вопрос — имеются ли такие промежуточные типы опоры и были ли они вообще? Нам думается, что их нет и не было. Здесь, очевидно, налицо яркий пример скачкообразной эволюции. Если признать, что процесс совершенствования передвижения шел по пути сокращения площади опоры конечностей и удлинения их стволового отдела, то ясно, что это могло достигаться только отрывом от земли, как минимум, одного звена конечности и включением его в стволовой отдел. Стопоходящее животное может уменьшить площадь опоры на землю только путем отрыва от земли пястья, оставляя опорными пальцы. Поэтому середины между стопо- и пальцехождением быть не может. Точно так же, для того, чтобы сократить площадь опоры пальцеходящему животному, ему необходимо подняться на крайние фаланги и, таким образом, стать фалангоходящим.

Данные функционального анализа кисти млекопитающих, с одной стороны, проливают свет на эволюцию конечностей этих животных, с другой — углубляют и расширяют наше представление о работе грудных конечностей млекопитающих вообще и домашних в частности.

Литература

1. Громова В. И., Гиппарионы. Тр. Палеонтол. ин-та, т. XXXVI, 1952.— 2. Касьяненко В. Г., Аппарат движения и опоры лошади, Киев, 1947.— 3. Касьяненко В. Г., Аналіз скелета заплюсни деяких ссавців, Тр. Ин-та зоологии АН УССР, т. I, 1948.— 4. Касьяненко В. Г., До порівняльноі анатомії і функції стопи ссавців, там же, т. III, 1950.— 5. Касьяненко В. Г., Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих, там же, т. V, 1951.— 6. Климов А. Ф., Конечности сельскохозяйственных животных, М., 1927.— 7. Климов А. Ф., Анатомия домашних животных, М., 1951.— 8. Ковалевский В. О., Палеонтология лошади, М., 1948.— 9. Ковальский П. А., Praepollex грызунов, Архив анат., гист. и эмбриологии, т. XX, 1939.— 10. Манзий С. Ф., Центральна кістка, як важливий функціональний компонент зап'ястя деяких ссавців, Тр. Ин-та зоологии АН УССР, т. III, 1950.— 11. Манзий С. Ф., Загальні принципи будови і

функції кисті деяких комахоїдних, гризунів та хижаків, там же, 1950.— 12. Манзий С. Ф., Функциональный анализ запястья свиньи, там же, т. V, 1951.— 13. Манзий С. Ф., Praepollex млекопитающих в свете эволюции их конечностей, там же, 1951.— 14. Манзий С. Ф., Запястье некоторых Selenodontia, его строение и функция, там же, т. IX, 1952.— 15. Манзий С. Ф., До питання про походження плоских горизонтальних зчленувань в зап'ясті копитних, Доповіді АН УССР, № 4, 1952.— 16. Манзий С. Ф., Роль зап'ястя в статиці грудних кінцівок деяких копитних, там же, № 6, 1952.— 17. Северцов А. Н., Происхождение и эволюция конечностей, М.— Л., 1950.— 18. Спирюхов И. А., О значении грифельных костей на грудных конечностях лошади, Тр. Бурят-Монгольского зоовет. ин-та, вып. III, 1947.— 19. Энгельс Ф., Диалектика природы, 1952,— 20. Alverdes F., Ueber die Variabilität der Monstrosität, unter besonderer Berücksichtigung eigener Untersuchung am Schweine, Anat. Anzeiger, Bd. 57, 1923.— 21. Gegenbaur K., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, 1898.— 22. Kroczek E., Ueber Polydactylie, Inaugular-Dissertation, 1940.— 23. Nauk E. Th., в кн. «Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere», Bd. V, von Bolk, Göppert, Kallius, Lubosch, Berlin, Wien, 1939.— 24. Sisson S., The anatomy of the domestic animals, Philadelphia, London, 1943.— 25. Versluys, в кн. «Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere» von Ihle, Van Kampen, Nierstrasz, Versluys, 1927.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

КРОВОСНАБЖЕНИЕ КОЛЕННОГО СУСТАВА НАЗЕМНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В СВЕТЕ ЕГО ФУНКЦИИ

П. М. МАЖУГА

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР, руководимый В. Г. Касьяненко, в течение последних лет работает над функциональным анализом аппарата движения и опоры млекопитающих, и прежде всего суставов, интересуясь зависимостью между степенью развития отдельных компонентов и величиной падающей на них нагрузки, между их структурой и функцией, изучая суставы в свете приспособлений животных к различным условиям внешней среды. Значительный интерес для понимания этих сложных зависимостей представляют особенности питания различных отделов и компонентов сустава.

Не менее важным является также практическое значение изучения кровоснабжения суставов в приложении к клинике, поскольку «многие вопросы патологии суставов должны найти свое объяснение, если не полностью, то частично в условиях кровоснабжения тканей сустава» (Шакалов [43, стр. 289]). По частоте поражения патологическими процессами коленный сустав, как известно, занимает главное место среди других суставов. «Когда начинаешь говорить о ранах сустава, то поневоле думаешь о ранах колена»,— писал Н. И. Пирогов [32, стр. 73].

Хотя изучению кровоснабжения суставов посвящен ряд специальных исследований, однако современные представления о сосудах суставов вообще и коленного сустава в частности весьма ограничены, так как большинство этих исследований касается изучения кровоснабжения суставов главным образом у человека и из животных — у лошади, без сравнительноанатомических сопоставлений. Следовательно, почти все они страдают описательной ограниченностью, а общие выводы части исследований, базирующиеся на умозаключениях, сделанных на весьма узком материале, не всегда соответствуют действительности.

Из специальных сообщений по поводу васкуляризации коленного сустава у человека заслуживают внимания работы Б. В. Огнева [27], М. Х. Файзуллина [42], С. С. Рябоконь [38], И. И. Косицына [16], М. К. Гитиса [5], А. И. Глядковского [6] и А. Е. Шандлера [44]. При этом большинство упомянутых авторов подошли к решению этого вопроса с точки зрения описания топографии суставных артерий, их ветвления и определения вариаций. О венах этого сустава у человека нам известны данные только в работе А. Е. Шандлера. Изучению кровоснабжения коленного сустава лошади посвящены исследования Н. М. Лебедевой [19].

Кроме специальных сообщений, в литературе имеются работы с данными по кровеносным системам отдельных компонентов коленного сустава человека. Из последних следует отметить работы Н. Пахолкова [30], М. Г. Привеса [34—36], Л. Н. Маркова [25], Г. М. Томиловой [40 и др.], Ф. П. Маркизова [24), З. М. Кисель-Рябцевой [14], Е. Н. Петерсона [31], В. Н. Павловой [29], наши [21—22] и др. И. Поповский [33] дает некоторые попутные заметки по артериям коленного сустава у ряда обезьян.

Нами было произведено исследование кровеносной системы этого сустава у ряда представителей наземных млекопитающих и человека. Интересовала нас кровеносная система коленного сустава не столько в отношении изучения топографии и ветвления сосудов, сколько с точки зрения определения зависимостей между ее строением и строением и функцией самого сустава.

Исследованный нами материал включает 104 препарата от 38 представителей четырех классов позвоночных; из них: земноводных — 2, пресмыкающихся — 1, птиц — 8, млекопитающих — 27 и 12 препаратов коленного сустава человека различного возраста. Всего исследовано 116 препаратов коленного сустава человека и животных. Перечень исследованного материала приводим в табл. 1.

Исследование кровеносной системы сустава производилось методом послойного препарирования, рентгенангиографии, просветления, гистологических срезов после предварительной инъекции кровеносных сосудов, а также путем детального анализа сосудистого рельефа на костных наборах коленного сустава исследуемых животных.

Для инъекции кровеносных сосудов применялись: раствор целлоидина, нитрокраска, масса Герота, масса Гауха, черная тушь, серно-свинцовые растворы (поочередная инъекция 6%-ных растворов уксуснокислого свинца и серного натра), водно-глицериновая взвесь сернокислого бария по Розенштейну, кадмиевая взвесь на скипидаре, хлороформе и масса Теихмана. Выбор инъицируемой массы производился в каждом отдельном случае с учетом требований, предъявляемых к исследуемым препаратам. Нитрокраска (растворенная в ацетоне или специальном растворителе) в качестве массы для инъекции кровеносных сосудов применена нами впервые, и надо сказать, что она обладает по сравнению с другими массами целым рядом преимуществ (совершенно не растворима в воде, быстро застывает, достаточно эластична и не обесцвечивается даже при длительном консервировании препарата).

Поскольку качество инъекции сосудов зависит не только от инъицируемой массы, но также и от техники инъекции, нами, для получения тонкой инъекции сосудов, в процессе работы сконструирован специальный аппарат [23], позволяющий производить одновременную инъекцию артериальной и венозной систем на нескольких трупах (или препаратах) различными массами и под различным давлением.

Данные исследования

Для более полного выяснения особенностей кровоснабжения коленного сустава у млекопитающих мы сочли необходимым ознакомиться со строением сосудистой системы этого сустава у отдельных представителей низших классов позвоночных и с этой целью исследовали сосуды коленного сустава некоторых амфибий, рептилий и птиц.

Коленный сустав лягушки и черепахи представлен только бедро-берцовым сочленением с одной срединной внутрисуставной связкой, соответствующей по аналогии крестовидным связкам этого сустава млекопитающих, и мало дифференцированными менисками — двумя у лягушки и одним (латеральным) у черепахи, причем эти мениски состоят из фиброзной соединительной ткани. Тазовые конечности у обеих обладают флексорной статикой, так что тело в период покоя поддерживается согнутыми конечностями, и то лишь частично. Коленный сустав лягушки приспособлен к резким, с большим размахом, сгибательно-разгибательным движениям в связи с передвижением животного прыжками. У черепахи, как известно, этот сустав приспособлен к медленным движениям, при относительно большой загрузке, что связано с передвижением животного, обладающего большой массой тела (иммобилизированного панцырем), по типу ползания.

Кровоснабжение коленного сустава лягушки осуществляется преимущественно ветвями четырех кожно-суставных артерий (верхней и нижней латеральными, верхней и нижней медиальными), являющимися ветвями подколенной (медиальные) и малоберцовой (латеральные) артерий. Иногда все четыре упомянутые кожно-суставные артерии ответвляются только от подколенной артерии. Основными стволами кожно-суставные артерии направляются в кожу тазовой конечности, отдавая соответствующему отделу сустава по несколько ветвей. Ветвлением и множественными взаимоанастомозами суставных сосудов вокруг эпифизов бедренной и берцовых костей образуются верхняя и нижняя сосудистые зоны, соединенные между собой небольшим количеством коммуникационных ветвей как на передней, так и на боковых поверхностях сустава.

Такое строение сосудистой системы создает наиболее благоприятные условия для нормального кровоснабжения сочленяющихся звеньев и прилежащих тканей в коленном суставе лягушки, так как при любом размахе сгибательно-разгибательных движений сосуды будут занимать по-

Исследованные животные	Колич. исследованных препаратов		Количество исследованных животных
	трупный материал	полных костных наборов	
Лягушка озерная — Rana ridibunda Pall.	4	—	4
Лягушка зеленая — Rana eskulenta L.	5	—	5
Черепаха речная — Emys orbicularis L.	2	1	3
Птицы			
Грач — Corvus frugilegus L.	1	—	1
Сойка — Garrulus glandarius L.	1	—	1
Курица домашняя — Gallus domesticus auct.	3	1	4
Гусь домашний — Anser domesticus auct.	1	1	2
Лебедь — Cygnus olor Gmel.	—	1	1
Орлан белохвостый — Haliaeetus albicilla L.	1	1	2
Лысуха — Fulika atra L.	1	1	2
Дупель — Capella media Latham	1	—	1
Млекопитающие			
Еж обыкновенный — Erinaceus europaeus L.	2	1	3
Медведь бурый — Ursus arctos L.	1	1	2
Барсук — Meles meles L.	2	2	4
Волк — Canis lupus L.	1	1	2
Шакал — Canis aureus L.	1	1	2
Собака (дворняга) — Canis familiaris L.	1	1	2
Собака (лайка) — Canis familiaris L.	1	1	2
Лисица — Vulpes vulpes L.	2	1	3
Кот домашний — Felis domestica Brisson	3	2	5
Лев — Felis leo L.	1	1	2
Бобр речной — Castor fiber L.	1	2	3
Кролик домашний — Lepus cuniculus L.	1	1	2
Заяц-русак — Lepus europaeus Pall.	—	1	1
Сибирский козерог — Capra sibirica Meyer	1	1	2
Коза домашняя — Capra hircus L.	—	1	1
Лань — Dama dama L.	1	—	1
Тур кавказский — Capra caucasica Guld.	1	1	2
Олень благородный — Cervus elaphus bactrianus Lydekker	1	—	1
Овца — Ovis aries L.	2	1	3
Муфлон кавказский — Ovis orientalis Gmel.	1	—	1
Бык домашний — Bos taurus L.	10	1	11
В том числе:			
плодов от 3,5 до 7 месяцев	8	—	8
новорожденных	1	—	1
взрослых	—	1	1
Свинья домашняя — Sus domesticus Gray	3	1	4
В том числе:			
плодов	2	—	2
взрослых	1	1	2
Лошадь — Equus caballus L.	11	2	13
В том числе:			
плодов 9 месяцев	1	—	1
взрослых	10	2	12
Осел — Asinus asinus L.	1	1	2
Бабуин — Cynocephalus babuin Desm.	1	—	1
Резус — Macacus rhesus Andebert	1	1	2
Шимпанзе — Anthropopithecus troglodytes L.	1	—	1

стоянное положение, а значит и обеспечивать нормальный приток и отток крови. Анастомозные соединения между сосудистыми зонами имеют на своем протяжении зигзагообразные изгибы, что предохраняет их от растяжения. То, что кровеносные сосуды отходят в области коленного сустава лягушки к коже тазовых конечностей, связано, видимо, с интенсивным кожным дыханием этого животного. Движения в суставе, оказывая воздействие на проталкивание крови в сосудах [12, стр. 21], улучшают условия газообмена.

Питание коленного сустава черепахи происходит главным образом посредством двух суставных артерий — латеральной и медиальной, являющихся ветвями подколенной артерии. Древовидно разветвляясь и анастомизируя своими ветвями, суставные артерии образуют крупнопетлистую сеть, расположенную преимущественно в центральной зоне сустава. Таким образом, на примере черепахи можно сказать, что с ограничением движений в суставе наблюдается уменьшение количества путей притока к нему крови, изменяется строение и топография сосудистых сетей сустава.

У птиц, в связи с приобретением большей подвижности и общей интенсификацией функций вообще, на что указывает также приобретение ими постоянной температуры тела, происходят значительные изменения и в коленном суставе. Изменения эти касаются как строения, так и функции сустава. С появлением коленной чашки [1] в коленном суставе птиц формируется бедро-коленное сочленение; параллельно с этим происходит дифференциация органов внутри бедро-берцового сочленения (обособление мыщелков, формирование крестовидных связок, менисков), развиваются приспособления в сухожильно-связочном и мускульном аппаратах, обеспечивающие флексорную и экстенсорную статику конечностей (сухожилие на передней поверхности коленной чашки, сухожильно-связочный аппарат бицепса, бедро-коленное сочленение).

Кровоснабжение коленного сустава птиц осуществляется ветвями трех магистральных стволов тазовой конечности: седалищной, бедренной и передней большеберцовой артериями, причем ветви от них подходят к суставу латерально, медиально, проксимально, дистально и плантарно. Бедренная артерия является главным питающим стволом для бедро-коленного сочленения. По аналогии она соответствует проксимальной артерии колена млекопитающих. Подколенная артерия является продолжением седалищной и к суставу, как правило, отдает пять сосудов: верхнюю и нижнюю латеральные, верхнюю и нижнюю медиальные и срединную артерии колена. Нижняя латеральная артерия колена у сойки, орлана и лысухи отсутствует.

С обособлением латерального и медиального отделов бедро-берцового сочленения у птиц появляются внутрисуставные кровеносные стволы, образующиеся, с одной стороны, за счет ветвей срединной артерии колена, проникающих в сустав сзади, и с другой стороны — за счет ветвей дорсального отдела сосудистого сплетения сустава, проникающих в сустав спереди. Внутрисуставные кровеносные сосуды снабжают кровью не только внутрисуставные компоненты, но также и эпифизы сочленяющихся костей.

Следует отметить, что медиальный отдел сустава, как более массивный и испытывающий большую опорную загрузку, имеет и более интенсивную васкуляризацию, что выражается в большем суммарном диаметре медиальных сосудов сустава и большей густоте сосудистого эпифизарного рисунка на костных препаратах. Для кровеносных сосудов птиц (вен,

[1] Коленную чашку мы склонны считать постоянным компонентом коленного сустава у всех птиц, так как указание ряда авторов на ее отсутствие у некоторых птиц, и в частности у гуся, нами не подтверждается. Иное дело, что у некоторых птиц (домашний гусь) коленная чашка в течение всей жизни сохраняется в виде хрящевого образования.

артерий) характерно сильное развитие их стенок за счет главным образом средней оболочки, а также бедность их вен пристеночными и устьевыми клапанами. Такие особенности строения сосудов у птиц обусловлены, очевидно, большой интенсивностью кровообращения.

В итоге можно сказать, что изменения в строении сустава, связанные с приобретением животными большей подвижности, происходили одновременно с изменениями в строении его кровеносной системы; к коленному суставу птиц, кроме боковых ветвей, подходят сосуды проксимально, дистально и интраартикулярно. Строение сосудистой системы по типу периферических сетей сменяется сосудистым сплетением с внутрисуставными коллатералями.

Для млекопитающих также характерно, как правило, приобретение в процессе эволюции большей подвижности в связи с общей интенсификацией функций. В аппарате движения изменения в этом направлении выражаются в полном переходе к экстенсорной статике конечностей, т. е. в переходе от ползания к хождению и беганию. Соответственно общим перестройкам произошло усложнение строения и коленного сустава млекопитающих, выражающееся в появлении новых компонентов (коленная чашка и бедро-коленное сочленение вообще), дифференциации органов внутри бедро-берцового сочленения (мыщелков бедренной и большеберцовой костей, крестовидных связок, менисков, синовиальных образований и пр.), усложнении строения его сосудистой системы (появление новых кровеносных путей, образование внутрисуставных коллатералей, перестройка кровеносной системы сустава по типу сплетения с различной интенсивностью васкуляризации отделов сустава в зависимости от степени их функциональной загрузки).

Ведущим фактором в определении принципа устройства коленного сустава, и следовательно особенностей его васкуляризации, у различных млекопитающих, как показали данные исследования, является характер опоры тазовой конечности (стопо-, пальце-, фалангохождение). Несмотря на существующие значительные видовые различия в особенностях строения коленного сустава и его кровеносной системы, обусловленные образом жизни и средой обитания животного, у представителей каждой упомянутой группы хорошо выражена та общность строения и функции, которая обусловлена характером опоры.

Для коленного сустава всех исследованных стопоходящих млекопитающих (медведь, барсук, бобр, резус, бабуин, шимпанзе), а также человека характерно некоторое преобладание в развитии медиального отдела, что выражено в большей массе медиальных мыщелков сочленяющихся костей и в большей площади их суставных поверхностей. Медиальный мыщелок бедренной кости, как правило, выступает дисто-плантарно, площадка надколенника короткая, косо очерченная сверху, почти без выраженных направляющих гребней по сторонам. Во время сгибательно-разгибательных движений в медиальном отделе сустава происходят скользяще-ротаторные движения, в латеральном — движения по типу перекатывания. Наличие такого сочетания движений в отделах бедро-берцового сустава при более близком расположении медиального отдела к линии отвеса тяжести тела указывает[2] на преимущественно опорную функцию медиального отдела, т. е. на его большую загрузку. Большая загрузка медиального отдела сустава подтверждается также тем, что основной контакт между сочленяющимися звеньями в коленном суставе происходит за счет суставных поверхностей медиальных мыщелков. При такой общности признаков в строении коленного сустава у различных стопоходящих отмечаются и значительные отличительные их особенности. Здесь прежде всего следует указать на различную относительную ширину

[2] Как установлено Г. С. Абельянцем [1] у других млекопитающих (некоторых копытных).

коленных эпифизов (у барсука они сравнительно узки, у бобра очень широки), на значительные различия в строении менисково-связочного аппарата (у медведя, барсука, бобра оба мениска имеют полулунную форму, у обезьян латеральный мениск представлен замкнутым хрящевым кольцом), а также на различия в устройстве синовиальных полостей (у обезьян и медведя полости бедро-коленного и бедро-берцового сочленений широко сообщены, у барсука сообщение имеет место только в медиальном отделе, у бобра синовиальные полости этих сочленений разобщены совершенно). Такое многообразие отличительных признаков в строении коленного сустава на фоне их общего сходства связано с наличием среди стопоходящих большого разнообразия приспособительных специализаций тазовых конечностей.

В кровоснабжении коленного сустава млекопитающих принимают участие бедренная, подколенная и передняя большеберцовая артерии, причем сосуды подходят к суставу сверху (нисходящие ветви краниальной и окружной литеральной артерий бедра), снизу (передняя возвратная большеберцовая артерия), латерально (наружные суставные артерии), медиально (внутренние суставные артерии) и плантарно (срединная и плантарные суставные артерии). Внутрисуставные сосуды образуются ветвями срединной артерии колена и ветвями сосудов дорсального отдела сплетения сустава. У копытных срединная артерия колена представлена транзитным стволом, проходящим через сустав с его плантарной на дорсальную поверхность.

Постоянными сосудами, обеспечивающими кровоснабжение коленного сустава у стопоходящих млекопитающих, являются следующие: от бедренной артерии — нисходящие ветви краниальной артерии бедра (a. femoris cranialis), проксимальная артерия колена (a. genus suprema); от подколенной артерии — верхняя латеральная (a. genus superior lateralis), нижняя медиальная (a. genus inferior medialis) и срединная (a. genus media s. azygos genus) артерии колена; от передней большеберцовой артерии — возвратная передняя большеберцовая артерия (a. tibialis recurrens ant.). У большинства исследованных стопоходящих (за исключением бобра и медведя) в кровоснабжении коленного сустава принимает участие и подкожная артерия бедра (a. saphena). Верхняя медиальная (a. genus superior medialis) и нижняя латеральная (a. genus inferior lateralis) артерии колена являются у стопоходящих не постоянными. Сосуды, васкуляризующие сустав, образуют его кровеносную систему, построенную по типу сплетения, густота которого различна в различных отделах сустава. Более интенсивно васкуляризован медиальный отдел сустава, испытывающий большую функциональную загрузку. Превалирование в васкуляризации медиального отдела сустава выражается в подходе к нему большего числа приносящих кровь путей, большем их суммарном диаметре и в относительно большей густоте сосудистого сплетения этого отдела (табл. 2). Последнее заметно по количеству сосудистых отверстий на мыщелках бедренной и большеберцовой костей, а также по данным рентгенографии внутриорганных сосудов сустава.

Как в строении сустава, так и в строении его кровеносной системы у представителей стопоходящих, ведущих различный образ жизни, существуют специфические отличительные особенности, определяющиеся, вероятно, не только характером опоры тазовой конечности, но и ее постановкой и другими функциями. Так, у приматов особенности имеют место даже в положении магистральных кровеносных стволов в области колена, так как только для них и человека характерно расположение нижнего отдела подколенной артерии по наружной поверхности подколенного мускула (у всех других животных, в том числе и стопоходящих, подколенная артерия проходит под подколенным мускулом), только для них и человека характерно развитие вокруг магистральных артериальных стволов тазовых конечностей густого венозного сплетения.

Интенсивность васкуляризации латерального и медиального отделов коленного сустава у стопоходящих млекопитающих

Животные	Медиальный отдел				Латеральный отдел			
	колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках		колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках	
			Femur	Tibia			Femur	Tibia
Шимпанзе — Anthropopithecus tr.	4	4,8	56	24	2	2,3	27	15
Бобр речной — Castor fiber	3	—	79	37	1	—	31	18
Барсук — Meles meles	4	3,45	87	19	3	1,95	39	7
Медведь бурый — Ursus arctos	4	—	91	52	2	—	59	33

Кроме того, для этой группы стопоходящих характерно также удвоение стволовых частей суставных вен, сопровождающих артерии. Для человека, кроме признаков, свойственных приматам, выраженных в большей степени, характерно полное отсутствие подкожной артерии бедра (a. saphena), а также изменение направления путей подхода кровеносных сосудов к коленным эпифизам бедренной и большеберцовой костей в связи с полным выпрямлением тазовой конечности в коленном суставе, обусловленным переходом к вертикальному положению тела.

У пальцеходящих (волк, шакал, собака, лисица, кот, лев, заяц, кролик) опора тазовой конечности на пальцы создает условия равномерной загрузки латерального и медиального отделов коленного сустава, что, вероятно, определило симметричное положение мыщелков сочленяющихся костей по отношению к их продольной оси и одинаковое развитие мыщелков (одинаковую их массу).

Наряду с общностью признаков у различных пальцеходящих имеют место и отличительные черты строения, выраженные главным образом в бедро-коленном сочленении и связанные с приспособлениями одних пальцеходящих (заячьи, псовые) к передвижению преимущественно прыжками, других (кошачьи), кроме того, к беганию и лазанию.

Одинаково развитым латеральному и медиальному отделам коленного сустава пальцеходящих соответствует одинаковая интенсивность их васкуляризации, что выражается в подходе к обоим отделам равного количества кровеносных стволов при равном их суммарном диаметре а также в одинаковой густоте сосудистого сплетения отделов (табл. 3).

Постоянными сосудами коленного сустава у пальцеходящих являются: а) от бедренной артерии — проксимальная артерия колена (a. genus suprema), верхняя латеральная артерия колена (a. genus superior lateralis), которая у псовых является ветвью каудальной артерии бедра, и концевые ветви нисходящего ствола окружной латеральной артерии бедра (a. circumflexa femoris lateralis); б) от подколенной артерии — верхняя плантарная артерия колена (a. genus superior plantaris), срединная артерия колена (a. genus media), нижняя латеральная артерия колена (a. genus inferior lateralis), нижняя медиальная артерия колена (a. genus inferior medialis) и нижняя плантарная артерия колена (a. genus inferior plantaris); в) от передней большеберцовой артерии — передняя возвратная большеберцовая артерия (a. tibialis recurrens anterior).

Более массивным относительно компонентам бедро-коленного сочленения кошачьих, по сравнению с псовыми, соответствует более интенсив-

Таблица 3

Интенсивность васкуляризации отделов коленного сустава пальцеходящих млекопитающих

Животные	Медиальный отдел				Латеральный отдел			
	колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках		колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках	
			Femur	Tibia			Femur	Tibia
Лев — Felis leo	4	6,5	28	10	3	6,5	28	9
Кот домашний — Felis domestica	3	—	21	11	2	—	21	9
Лисица — Vulpes vulpes	3	2,15	23	10	3	2,15	23	9
Волк — Canis lupus	2	—	41	18	2	—	42	23
Шакал — Canis aureus	2	2,25	25	9	2	2,25	25	10
Собака (двор.) — Canis familiaris	2	—	28	11	2	—	27	10
Кролик — Lepus cuniculus	2	—	23	8	2	—	29	8

ное их кровоснабжение. В связи с этим проксимальная артерия колена кошачьих представлена двумя стволами.

По данным Г. С. Абельянца и нашим, у копытных (парно- и непарнопалых) медиальный отдел бедро-берцового сустава является преимущественно опорным, тогда как латеральный отдел — преимущественно динамический. Поэтому медиальные мыщелки коленных эпифизов бедренной и большеберцовой костей всех исследованных копытных обладают более значительной массой и площадью сочленовных поверхностей, нежели латеральные. Преимущество в развитии медиального отдела имеет место также в бедро-коленном суставе копытных и выражается здесь в значительно большей массе медиального направляющего гребня блока, особенно его опорного (проксимального) отдела, в наличии статической петли («колпачка»), образованной придаточным хрящом коленной чашки и ее медиальной прямой связкой. Заметим, однако, что различия в развитии (массе) отделов коленного сустава наиболее выражены у копытных, обладающих большой массой тела (лошадь, крупный рогатый скот, осел), т. е. у копытных с развитыми статическими приспособлениями в этом суставе, в то время как у мелких форм (козы, овцы) отделы бедро-коленного сустава развиты почти равномерно, без выраженного обособления статического отдела в бедро-коленном сочленении, и как по положению, так и по относительному развитию отделов их коленный сустав имеет некоторые общие черты с коленным суставом прыгающих пальцеходящих. Это и понятно, потому что фактор, обусловивший возникновение статических приспособлений в суставах крупных животных (большая масса тела), у них отсутствует.

Кровоснабжение коленного сустава копытных (парно- и непарнопалых) происходит ветвями бедренной, подколенной и передней большеберцовой артерий, которые подходят к суставу проксимально, дистально, латерально, медиально и интраартикулярно.

Главными суставными сосудами являются у парнокопытных: а) от бедренной артерии — проксимальная артерия колена (a. genus suprema), суставные ветви каудальной и краниальной артерий бедра; б) от подколенной артерии — верхняя латеральная (a. genus superior lateralis), верхняя плантарная (a. genus superior plantaris), срединная (a. genus media) артерии колена, а также менисковые латеральная и медиальная

артерии aa. menisci lateralis et medialis); в) от передней большеберцовой артерии — передняя возвратная большеберцовая артерия (a. tibialis recurrens anterior). У однокопытных: а) от бедренной артерии — проксимальная артерия колена (a. genus suprema) и конечные ветви нисходящего ствола краниальной артерии бедра; б) от подколенной артерии — верхняя латеральная (a. genus superior lateralis), верхняя плантарная (a. genus superior plantaris), срединная (a. genus media) артерии колена, латеральная и медиальная менисковые артерии (aa. menisci lateralis et medialis) и нижняя медиальная артерия колена (a. genus inferior medialis); в) от передней большеберцовой артерии — возвратная передняя большеберцовая артерия (a. tibialis recurrens anterior).

Медиальные суставные сосуды превосходят по калибру латеральные. Компоненты медиального отдела бедро-коленного и бедро-берцового сочленений содержат более густое сплетение, чем латерального. Более интенсивная васкуляризация медиального отдела сустава соответствует большей массе его компонентов, при большей их функциональной загрузке. С развитием статических аппаратов в коленном суставе копытных особенно сильное развитие получают проксимальная артерия колена, являющаяся главной артерией медиального отдела, и срединная артерия колена, снабжающая кровью внутрисуставные компоненты, которые в период стояния испытывают наибольшую нагрузку. Разница в интенсивности васкуляризации латерального и медиального отделов сустава, а также развитие проксимальной и срединной артерий колена выражены в большей степени у тех копытных, у которых статические приспособления наиболее дифференцированы (лошадь, осел, бык) (табл. 4).

Таблица 4

Интенсивность васкуляризации отделов коленного сустава копытных

Животные	Медиальный отдел				Латеральный отдел			
	колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках		колич. сосуд. стволов	общий диам. сосудов в мм	колич. сосуд. отверстий на мыщелках	
			Femur	Tibia			Femur	Tibia
Парнокопытные								
Бык домашний — Bos taurus	3—4	4,8	55	20	5	3,7	40	14
Сибирский козерог — Capra sibirica	3	2,15	35	11	4	1,95	29	9
Тур кавказский — Capra caucasica	3	1,65	—	—	3	1,45	—	—
Лань — Dama dama	3	2,3	—	—	3	1,85	—	—
Муфлон кавказский — Ovis orientalis	5	3,8	39	11	5	3,2	30	10
Овца — Ovis aries	5—6	3,1	33	9	5	2,9	27	7
Свинья — Sus domesticus	5	2,25	74	13	5	1,6	49	6
Непарнокопытные								
Лошадь — Equus caballus	3—4	8,1	112	47	3	7,0	96	31
Осел — Asinus asinus	3—4	4,15	74	28	3	3,5	46	18

Кровеносная система коленного сустава всех исследованных млекопитающих представлена сосудистым сплетением с внутрисуставными коллатералями, развитыми в той или иной степени у различных животных. Сосудистое сплетение наполняется кровью по нескольким стволам, кото-

рые подходят к суставу кратчайшими путями. Стволовые части суставных кровеносных путей анастомозируют между собой, как правило, двойными и тройными анастомозами. Анастомозы эти представлены в виде дуг, располагающихся по боковым поверхностям сустава и вокруг него.

Такое строение кровеносной системы сустава обеспечивает: во-первых, интенсивное кровоснабжение его органов при минимальном расходе энергии на продвижение крови, так как известно, что степень падения напора жидкости в замкнутой системе прямо пропорциональна длине сосуда; во-вторых, наличие запасных путей притока крови, особенно если учесть компенсаторные свойства сосудов и, в-третьих, исключение действия на стволовые части суставных сосудов сил растяжения и компрессии при любом размахе движений в суставе, поскольку стволы эти образуют в продольной и поперечно-круговой плоскостях сустава анастомозные дуги.

Положение и ветвление венозных сосудов коленного сустава у исследованных нами животных напоминают таковые артерий, если не считать тех их особенностей, что у некоторых животных (обладающих большой подвижностью) суставные артерии имеют двойное венозное сопровождение соименных вен, а у приматов и человека магистральные венозные стволы образуют вокруг артериальных стволов венозные сплетения.

Кровеносные сосуды компонентов сустава

Внутриорганные кровеносные системы компонентов коленного сустава исследованных млекопитающих построены по типу сосудистых сплетений, с особенностями в их строении соответственно форме и функции каждого компонента. Сосудистое сплетение капсулы сустава формируется ветвями всех суставных сосудов. Крупные кровеносные сосуды, образующие широкопетлистую часть сплетения, расположены в поверхностном (фиброзном) листке капсулы. Синовиальный и подсиновиальный слои содержат густое сплетение тонких сосудов примерно одинакового калибра. Интенсивность васкуляризации синовиальной оболочки капсулы по всей ее площади неодинакова. Наибольшая густота сплетения имеет место в области синовиальных выворотов, подсиновиальных жировых складок над сочленовными поверхностями костей и в области внутрисуставных синовиальных складок.

В дистальный эпифиз бедренной кости млекопитающих кровеносные сосуды проникают по боковым поверхностям мыщелков, сзади (над мыщелками и межмыщелковой вырезкой), спереди (над площадкой надколенника) и снизу (со стороны межмыщелковой вырезки). Главными эпифизарными сосудами у стопоходящих животных и человека являются сосуды, проникающие в эпифиз дистально и по боковым поверхностям мыщелков. У копытных главные кровеносные сосуды проникают в эпифиз плантарно (ветви верхней плантарной артерии колена).

В проксимальный эпифиз большеберцовой кости сосуды проникают по всей наружной поверхности эпифиза и со стороны переднего отдела проксимальной его поверхности. Главные эпифизарные сосуды у стопо- и пальцеходящих млекопитающих проникают в эпифиз проксимально, у копытных — плантарно, у человека — дорсально.

Внутриорганные сосуды коленных эпифизов бедренной и большеберцовой костей и коленной чашки в хрящевой стадии их имеют древовидно-концевой тип ветвления. У копытных (лошадь, бык, свинья) главные эпифизарные сосуды представлены крупными магистральными стволами с более или менее параллельным расположением их ответвлений, идущих в восходящем и нисходящем направлениях (рис. 1, *Б*), тогда как у человека кровеносная система коленных эпифизов бедренной и большеберцовой костей представлена сосудами примерно одинакового калибра, со звездчатым расположением их ветвей (рис. 1, *А*).



Рис. 1. Кровеносные сосуды проксимального эпифиза большеберцовой кости: *А* — плода человека (возраст 6 месяцев), *Б* — плода коровы (возраст 6 месяцев)

а — медиальный мыщелок, *б* — латеральный



Рис. 2. Кровеносные сосуды дистального эпифиза бедренной кости плода коровы (возраст 6 месяцев)

а — медиальный мыщелок, *б* — латеральный



Рис. 3. Кровеносные сосуды срединной прямой связки коленной чашки плода коровы (возраст 8 месяцев)

Рост и окостенение эпифиза сопровождаются увеличением калибра внутриорганных сосудов и количества их ветвей, увеличением количества анастомозов с диафизарными сосудами и превращением древовидно-концевого ветвления сосудов в сосудистое сплетение. Такие превращения в кровеносной системе эпифиза обеспечивают усиленный приток крови к очагам окостенения, представляющим места наиболее активных превращений в тканях сустава в период роста.

Различная интенсивность васкуляризации латерального и медиального отделов эпифизов имеет место уже в период эмбриогенеза и выражается в большем калибре и большей густоте сосудистых ветвей того отдела, который в постфетальный период испытывает большую загрузку (рис. 2).

Суставной хрящ эпифизов и коленной чашки образуется путем дифференцировки периферической зоны хрящевой закладки этих компонентов в процессе окостенения. В период, когда суставной хрящ представляет одно целое с хрящевым эпифизом, питание его происходит кровеносной системой хрящевого эпифиза. После отдифференцирования суставного хряща васкулярной является только его зона роста (глубокий слой, прилежащий к губчатой субстанции кости, и край по периферии суставной поверхности). Кровоснабжение суставного хряща в этот период (с наступлением синостоза) осуществляется сосудами эпифизарного сплетения, которые подходят к хрящу по всей его поверхности со стороны эпифиза, а также сосудами круговой зоны синовиальной оболочки. Суставной хрящ коленной чашки васкуляризуется сосудами ее губчатой субстанции и круговой зоны синовиальной оболочки.

В коленные мениски кровеносные сосуды проникают с поверхности их выпуклого края и со стороны углов. Внутрименисковая кровеносная система представлена сплетением, охватывающим равномерно всю массу мениска, за исключением гиалинизированной зоны внутреннего края. Разница в густоте сплетения различных отделов мениска на просветленных препаратах и рентгенограммах создается за счет различной толщины массы самого мениска. На границе с аваскулярной зоной сосудистое сплетение формирует гроздевидные образования сосудов, васкуляризующие исходную зону продуцирования гиалинизированного хряща вогнутого края. В коленных менисках человека кровеносная система представлена крупнопетлистым сплетением с выделяющимися в нем стволовыми частями сосудов. У животных внутрихрящевое сплетение образуется очень тонкими сосудами примерно одинакового калибра с расположением ветвей первого порядка по ходу волокон хряща. В менисках лошади заметно выступают внутрименисковые кровеносные магистрали, располагающиеся в радиальном направлении, от периферии к центру, тогда как у других животных (крупный рогатый скот, свинья, барсук) магистральные стволы в сосудистом сплетении менисков не выражены. У копытных и человека более интенсивно васкуляризован медиальный мениск, чем латеральный, что противоречит данным Н. М. Лебедевой [19] и М. Х. Файзуллина [42].

В связки коленного сустава (экстра- и интраартикулярные) кровеносные сосуды проникают как по их концам, так и со стороны свободных поверхностей. Внутриорганная кровеносная система связок коленного сустава исследованных животных и человека представлена сосудистым сплетением с расположением главных сосудов по ходу волокон связок (рис. 3).

Выводы

1. Изменения в строении кровеносной системы коленного сустава наземных позвоночных, сопровождающиеся появлением дополнительных путей притока крови, происходили в процессе филогенеза позвоночных параллельно с появлением новых компонентов сустава (коленной чашки

и бедро-коленного сочленения вообще) и дифференциацией органов внутри бедро-берцового сустава.

2. Различия в интенсивности васкуляризации отделов коленного сустава у различных млекопитающих определяются прежде всего характером опоры тазовой конечности, а также способом передвижения животного. Так, более массивному и функционально более загруженному медиальному отделу бедро-берцового сустава стопоходящих соответствует более интенсивная его васкуляризация, выражающаяся в подходе медиально к суставу большего количества стволов, при большем их суммарном диаметре по сравнению с латеральными и в большей густоте сосудистого сплетения медиального отдела. Примерно одинаково развитым и равномерно загруженным медиальному и латеральному отделам сустава пальцеходящих соответствует одинаковая степень их васкуляризации. Относительно бóльшая загрузка медиального отдела сустава копытных, в связи с развитием статических приспособлений, сопровождается более интенсивным его кровоснабжением. Статические приспособления и различия в интенсивности васкуляризации отделов сустава наиболее выражены у копытных, обладающих большой массой тела.

3. Анализ сосудистого эпифизарного рисунка на костных остатках бедра и голени ископаемых форм может быть использован как один из методов для выяснения характера опоры тазовых конечностей и строения кровеносной системы коленного сустава ископаемых животных.

4. Строение кровеносной системы сустава по типу сосудистого сплетения с многими кратчайшими путями притока крови и анастомозами между суставными сосудами у млекопитающих является приспособлением для нормального кровоснабжения органа в условиях большой его подвижности и создает наличие запасных кровеносных путей к каждому компоненту.

5. Внутриорганные кровеносные системы компонентов коленного сустава исследованных млекопитающих построены по типу сплетений с особенностями в каждом компоненте, соответствующими его форме и функции.

6. Разобщенность внутриорганных кровеносных систем костных компонентов сустава млекопитающих имеет место в процессе онтогенеза до наступления в них явлений окостенения.

7. Позднее синостозирование коленных эпифизов бедренной и большеберцовой костей в постфетальный период, а также позднее окостенение коленной чашки являются, очевидно, приспособлениями, обеспечивающими формирование сустава под воздействием функции в течение длительного времени.

8. Васкуляризация зоны роста суставного хряща коленных эпифизов и коленной чашки осуществляется сосудами субхондральных тканей этих компонентов и сосудами прилежащей зоны синовиальной оболочки капсулы.

Литература

1. Абельянц Г. С., Коленный сустав некоторых домашних копытных (функциональный анализ), дисс., Киев, 1949.— 2. Акаевский А. И., Система органов крово- и лимфообращения, в кн. А. Ф. Климов и А. И. Икаевский. Анатомия домашних животных, т. II, М., 1951.— 3. Амалицкий В. Г., Кровоснабжение костей скелета кости и стопы лошади, Вестн. рентг. и рад., вып. III, т. XXI, 1938.— 4. Андреев П. П., О строении сустава лошади, Ветеринария, 2, 1948.— 5. Гитис М. К., Артериальные системы коленного сустава у человека в связи с патогенезом хирургических заболеваний сустава, Хирургия, 2, 1949.— 6. Глядковский А. И., К анатомии артерий коленного сустава, автореф. дисс., Л., 1951.— 7. Голосов И. М., Возрастные особенности окостенения скелета коленного сустава лошади, Сб. научн. тр. Ленингр. ин-та усоверш. врачей, вып. 5, 1950.— 8. Голосов И. М., Методика рентгенографии коленного сустава лошади, там же, 1950.— 9. Громцева К. Е., Микроскопические исследования кровеносных сосудов хряща в

некоторых органах человека. Арх. анат., гистол., и эмбриол., вып. 4, т. XXIX, М., 1952.— 10. Дементьев Г. П., Руководство по зоологии, т. VI. Птицы, М.— Л., 1940.— 11. Иванов Г. Ф., Потенциальные свойства артерий тазовой конечности, Русс. арх. анат., гист. и эмбриол., вып. 1, т. VII, 1928.— 12. Касьяненко В. Г., Функциональный анализ суставов тазовой конечности некоторых млекопитающих, Тр. Отд. сравнит. морф., Киев, 1951.— 13. Касьяненко В. Г., Вопросы частной физиологии аппарата движения сельскохозяйственных животных, Тр. совещ. по биол. осн. повыш. продукт. животноводства, М., 1952.— 14. Кисель-Рябцева З. М., Внутрикостные вены длинных трубчатых костей, Сб. научн. раб. каф. анат. 1-го Ленингр. мед. ин-та, Л., 1948.— 15. Коротаева А. Г., Patella у животных и человека и ее значение, Тр. 3-го Всеросс. съезда зоол., анат. и гистол., Л., 1928.— 16. Косицын И. И., О кровоснабжении коленного сустава, Хирургия, 2, 1949.— 17. Кульчицкий Н. К., Основы гистологии животных и человека, Харьков, 1903.— 18. Лебедев М. И., Особенности строения костей голени медведя, собаки и лошади в связи с различием в способе их хождения, Сб. раб. Ленингр. вет. ин-та, вып. XII, 1951.— 19. Лебедева Н. М., Васкуляризация коленного сустава лошади в норме и патологии, Сб. раб. Ленингр. вет. ин-та, вып. XII, М.— Л., 1951.— 20. Лесгафт П. Ф., Общий тип разветвления артериальной системы у человека, запись лекции, читанной в засед. Об-ва, русск. врачей в С.-Петербурге, 24 февраля 1883 г., отд. оттиск.— 21. Мажуга П. М., Об особенностях кровоснабжения коленного сустава, Докл. АН УССР, 5, 1951 (укр.).— 22. Мажуга П. М., О кровоснабжении суставного хряща, Докл. АН УССР, 4, 1952 (укр.).— 23. Мажуга П. М., Аппарат новой конструкции для инъекции сосудов, Мед. журн. АН УССР, вып. 5, т. XXIII, 1952 (укр.).— 24. Маркизов Ф. П., Кровоснабжение костей конечностей крупного рогатого скота в период утробной жизни, Сб. научн. раб. каф. анат. 1-го Ленингр. мед. ин-та, 1948.— 25. Марков Л. Н., К сравнительной анатомии кровоснабжения менисков коленного сустава, дисс., Л., 1939.— 26. Маршалль В., Строение тела птиц, СПб., 1898.— 27. Огнев Б. В., Кровоснабжение суставов верхних и нижних конечностей, Тр. 24-го Всес. съезда хирургов, М.— Л., 1939.— 28. Павлов И. П., Полное собр. трудов, т. I, Изд-во АН СССР, М.—Л., 1940.— 29. Павлова В. Н., Морфологические особенности кровеносного русла синовиальной оболочки коленного сустава в связи с трансудацией веществ в суставную полость, ДАН СССР, т. LXXXIV, № 5, 1952.— 30. Пахолков Н., Материалы для топографии питательных отверстий и сосудов костей верхней конечности СПб., 1875.— 31. Петерсон Е. Н., Артерии связок коленного сустава, Сб. научн раб. каф. анат. 1-го Ленингр. мед. ин-та, 1948.— 32. Пирогов Н. И., Начала общей военнополевой хирургии, ч. 2, М.— Л., 1944.— 33. Поповский И., Артериальная система у обезьян сравнительно с расположением ее у человека, Томск, 1894.— 34. Привес М. Г., Кровоснабжение длинных трубчатых костей человека, Л., 1938.— 35. Привес М. Г., Кровоснабжение коленных менисков, Вестн. рентген. и радиол., т. XXII, 1940.— 36. Привес М. Г., Общие данные об архитектуре внутриорганных артерий, Сб. научн. раб. каф. анат. 1-го Ленингр. мед. ин-та, 1948.— 38. Рябоконь С. С., О кровоснабжении коленного сустава, Тр. Сталинского мед. ин-та, т. VIII, 1948.— 39. Тихомиров М. А., Варианты артерий и вен человеческого тела, Киев, 1900.— 40. Томилова Г. М., Артерии коленной чашки человека, Сб. научн. раб. каф. анат. 1-го Ленингр. мед. ин-та, 1948.— 41. Тонков В. Н., Анатомия человека, изд. 4, Л., 1945.— 42. Файзуллин М. Х., Материалы к рентгено-анатомическому изучению артерий коленного сустава человека. Тр. Казанск. ин-та усоверш. врачей, т. X, 1947.— 43. Шакалов К. И., Болезни конечностей лошади, Л., 1949.— 44. Шандлер А. Е., Внутрикостная венозная васкуляризация коленного сустава в возрастном аспекте, автореф. дисс., Горький, 1951.— 45. Baum H., Die Arterienanastomosen des Hundes und die Bedeutung der Collateralen für den thierischen Organismus, Dtsch. Zschr. Thiermed. u. vergl. Pathologie, Bd. XIV, 1889.— 46. Bronn H. G., Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Bd. VI, 3 Abt. Reptilien, T. I—III; 5 Abt. Säugethiere, Leipzig, 1874—1890.— 47. Ecker A., Die Anatomie des Frosches, zweite Auflage, Braunschweig, 1887.— 48. Ellenberger-Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 18. Aufl., Berlin, 1943.— 49. Holmdahl D. E., Etwas über die Morphophysiologie des Gelenkknorpels, Verh. anat. Ges. Versamml., 48, Jena, 1951.— 50. Hurell D. J., The vaskularisation of cartilage, J. Anat., 63, P. 1, 1934.— 51. Nussbaum A., Die Arteriellen Gefässe der Epiphysen des Oberschenkels и т. д., Bruns. Beitr., 130, 1924.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

РОСТ И ОКОСТЕНЕНИЕ СКЕЛЕТА КОНЕЧНОСТЕЙ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНО ИЗМЕНЕННОЙ НАГРУЗКИ

Е. И. ДАНИЛОВА и А. И. СВИРИДОВ

Отдел сравнительной морфологии Института зоологии АН УССР

Вопрос о закономерностях развития костей в связи с влиянием внешней среды и функции ставился уже сравнительно давно. Так, еще Ламарком, а затем Дарвином было отмечено значение упражнений и неупражнений в развитии органов. Будучи одним из основных законов Ламарка, данный закон нашел также подтверждение в развитии костей. По этому поводу Дарвин писал: «Я нашел, что кости крыла у домашней утки весят меньше, а кости ноги больше, если брать отношение их веса к весу всего тела, чем те же самые кости дикой утки; подобного рода изменения можно с уверенностью отнести к тому, что домашняя утка летает меньше, чем ее дикие предки».

В настоящее время является доказанным, что структура и форма костей в значительной мере перестраиваются в зависимости от моментов механического порядка.

В свое время Лесгафт установил следующие закономерности в формировании скелета: «1) Кости развиваются тем сильнее во всех своих размерах, чем больше деятельность окружающих мышц. 2) Форма костей изменяется, как скоро уменьшается давление со стороны окружающих их органов. Они утолщаются и увеличиваются в сторону меньшего сопротивления. 3) Форма костей изменяется также и от давления наружных частей: кость растет медленнее в сторону увеличенного давления, искривляясь под влиянием одностороннего действия. 4) Фасции, находящиеся под непосредственным влиянием мышц, оказывают также боковое давление, которое уменьшается при перерезке фасций с такими же последствиями в отношении формы кости, как и после удаления мышц».

Значение силовой нагрузки (и в частности массы тела) в перестройке скелета конечностей млекопитающих в процессе приспособительной эволюции и возрастных изменений отмечено В. Г. Касьяненко.

Предположение Стрельникова об усилении роста трубчатых костей под влиянием повышенной механической нагрузки не только в толщину, но и в длину, нашло свое подтверждение в исследовании Астанина по изучению кисти лиц, длительно занимающихся различными видами спорта. В частности автором установлено утолщение и некоторое удлинение пястных костей у боксеров.

Не менее важный и неразрывно связанный с вопросами роста костей — это вопрос окостенения скелета. В свое время Бец представил классическую схему, давшую возрастную морфологическую характеристику (размеры, степень и характер окостенения) формирующегося скелета человека. В частности автором установлены сроки появления первичных и вторичных очагов окостенения.

Дальнейшие исследования в этом направлении (Воккен, Андреевой и др.), показали, что сроки окостенения скелета млекопитающих зави-

Таблица 1

Вес экспериментальных щенят (в г)

Щенок \ Дата взвешивания	16.VI	2.VII	14.VII	25.VII	14.VIII
№ 1, с выключенной опорой	329	562	893	1105	—
№ 2, с повышенной нагрузкой	304	560	1205	1840	2815
№ 5, „ „ „	325	572	1137	1875	2270
№ 4, контрольный	334	563	1079	1625	2255
№ 6, „	324	530	1006	1280	1750

сят в значительной мере от условий внешней среды. В частности имеет большое значение пищевой режим, а также характер эксплуатации молодняка. Однако вопрос роста и окостенения скелета конечностей млекопитающих в условиях экспериментально измененной нагрузки не получил до сих пор полного освещения. С другой стороны, остается неясным влияние измененной функции аппарата движения на другие органы и системы, а также на организм в целом, несмотря на то, что этот последний вопрос имеет особенно важное в практическом отношении значение.

Таблица 2

Размеры тела экспериментальных щенят (в см)

Показатели	Щенок № 1, лишенный опоры	Щенята с повышенной нагрузкой		Контрольные щенята	
		№ 2	№ 5	№ 4	№ 6
Возраст 15 дней					
Длина позвоночника	18,6	18,6	18,5	18,5	18,5
Длина грудной конечности	7,5	7,5	7,5	7,5	7,5
Длина тазовой конечности	7,6	7,6	7,5	7,5	7,5
Длина кисти	3,45	3,45	3,45	3,45	3,45
Длина стопы	4,5	4,5	4,5	4,5	4,5
Ширина кисти	1,6	1,6	1,6	1,6	1,6
Ширина стопы	1,4	1,4	1,4	1,3	1,4
Возраст 30 дней					
Длина позвоночника	20,0	27,5	27,0	25,5	25,5
Длина грудной конечности	9,5	11,3	11,2	10,8	10,9
Длина тазовой конечности	10,0	12,5	12,2	11,5	11,45
Длина кисти	4,3	5,0	4,7	4,6	4,6
Длина стопы	5,8	7,0	6,92	6,5	6,5
Ширина кисти	1,73	2,7	2,5	2,15	2,2
Ширина стопы	1,5	2,2	2,2	1,9	2,0
Возраст 45 дней					
Длина позвоночника	24,0	35,0	34,5	32,0	32,0
Длина грудной конечности	11,2	15,5	15,3	14,6	14,6
Длина тазовой конечности	14,0	17,1	17,0	15,4	15,38
Длина кисти	4,85	6,4	6,3	5,5	5,5
Длина стопы	7,4	8,6	8,45	7,7	7,65
Ширина кисти	2,0	3,1	3,2	2,6	2,6
Ширина стопы	1,7	2,8	2,8	2,4	2,35

Локализация ядер окостенения	Возраст 15 дней				
	Щенок № 1, лишенный опоры	Щенята с повышенной нагрузкой		Контрольные щенята	
		№ 2	№ 5	№ 4	№ 6
Ки					
Дистальный эпифиз лучевой кости	—	—	—	—	—
Добавочная запястная кость	0,5×0,5	0,5×0,5	—	—	—
Лучевая запястная кость	—	—	—	—	—
Локтевая запястная кость	—	—	—	—	—
Запястная I	—	—	—	—	—
Запястная II	—	—	—	—	—
Запястная III	—	—	—	—	—
Запястная IV	—	—	—	—	—
Головки пястных костей	—	—	—	—	—
Основания основных фаланг	—	—	—	—	—
Сто					
Пяточная кость	8×4**	8×4	8×4	8×4	8×4
Таранная кость	3×3	3,5×3,5	3×3	3×3	3×3
Ладьевидная кость	—	—	—	—	—
Кубовидная кость	—	—	—	—	—
Предплюсневая III	—	—	—	—	—
Предплюсневая II	—	—	—	—	—
Предплюсневая I	—	—	—	—	—
Головки плюсневых костей	—	—	—	—	—
Основания основных фаланг	—	—	—	—	—

* Цифрами 1×2, 2×4 и т. д. обозначены размеры в мм имеющихся ядер окосте

** Размеры очагов окостенения пяточной и таранной костей в возрасте 45 дней

В этом отношении заслуживает внимания указание Кавешниковой и Котиковой на изменение формы грудной клетки у кошки под влиянием экспериментально измененной статики, вследствие преимущественной опоры на стопу.

С целью изучения закономерностей роста и окостенения скелета конечностей млекопитающих в условиях измененной нагрузки и в частности выяснения значения опоры в развитии конечностей и организма в целом нами был проведен следующий эксперимент: из шести беспородных щенков одного помета черной масти два щенка (самец № 3 и самка № 1) в 12-дневном возрасте с целью выключения опоры были помещены в специально сшитые из полос широкой галантерейной резины гамачки[1]. Следующим двум щенкам была повышена нагрузка путем подвешивания хомутика с грузом (дробь), равным $^1/_{15}$ в начале опыта, а затем, начиная с трехнедельного возраста,— $^1/_{10}$ веса тела. Хомутик соответствующим образом укреплялся в пределах пояса грудных конечностей. Опыт с повышенной нагрузкой был начат в двухнедельном возрасте, когда щенки стали заметно нуждаться в движении. Два щенка из данного помета (самец № 6 и самка № 4) были оставлены контрольными.

[1] При постановке данного опыта мы имели в виду не только уменьшить давление вышележащих частей на скелет конечностей, но также существенным образом изменить характер влияния внешней среды.

Таблица 3

у экспериментальных щенят

Возраст 30 дней					Возраст 45 дней				
Щенок № 1, лишенный опоры	Щенята с повышенной нагрузкой		Контрольные щенята		Щенок № 1, лишенный опоры	Щенята с повышенной нагрузкой		Контрольные щенята	
	№ 2	№ 5	№ 4	№ 6		№ 2	№ 5	№ 4	№ 6
с т ь									
1×2*	2×4	2×4	2×4	2×4	2×5	10×5	10×5	10×4	9×4
2×2	3×3	3×3	3×3	3×2	4×4	5×5	5×5	4×4	4×4
—	1×2	2×2 1,5×1,5	1,5×1,5	1×2	2×2	4×4	4×5	4×3	4×3
—	—	—	—	—	2×2	3×3	4×4	2,5×2	4×3
—	1×2	1,5×1,5	1,5×1,5	1×1	1×1	—	1×2	—	—
—	—	—	—	—	2×1	3×2	3×2	3×2	3×2
—	—	—	—	—	—	—	1×2	0,5×0,5	0,5×0,5
—	1×1	0,5×0,5	—	—	1×1	2×2	2×2	2×2	1,5×1,5
—	—	—	—	—	2×2	4×4	4×5	4×3	4×3
—	—	—	—	—	1×2	3×5	3×5	3×4,5	3×4,5
п а									
5×10	6×13	6×13	6×12	6×12	—	—	—	—	—
5×3	4×7	4×7	4×7	4×7	—	—	—	—	—
1,5×0,5	1,5×3	1,5×3	1,5×3	1,5×3	4×2	7×2	7×3	7×3	2×5
2×1	3×4	3×4	2×3	3×3	4×5	7×7	7×7	6,5×6,5	6×6
—	—	—	—	—	1×2	3×3	3×4	3×3	2×2
—	—	—	—	—	—	1×1	—	1×1	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	3×5	3×5	3×4,5	3×4,5
—	—	=	—	—	—	—	—	—	—

нения.
не обозначены, вследствие их неточных контуров на рентгенограммах.

Для увеличения эффективности влияния нагрузки с щенками № 2 и № 5, а также с контрольными, начиная с трехнедельного возраста, проводилась тренировка в ходьбе, а затем в беге. Через 1 месяц после начала опыта щенок № 1 был снят с гамачка. Тренировка с нагрузкой продолжалась.

Питание. Все щенки, начиная с 10-дневного возраста, находились на искусственном питании, причем получали: в возрасте от 10 до 15 дней — 50—70 г коровьего молока, от 15 до 20 дней — 70—150 г молока, от 20 до 30 дней — 150—280 г молока, от 30 до 45 дней — 280—350 г молока и дополнительно с 40-дневного возраста — 50—70 г вареного мяса.

В течение опыта систематически отмечались следующие данные, полученные на подопытных и контрольных щенках: вес тела, длина позвоночника (от края затылочной кости до корня хвоста), окружность головы (на уровне наружных слуховых отверстий), окружность груди, длина дистального отдела грудной конечности (от локтевого отростка), длина дистального отдела тазовой конечности от верхнего края надколенника, длина кисти от выступания добавочной кисти до дистального конца 2-го луча, длина стопы от пяточного бугра до дистального конца 3-го луча, ширина стопы и кисти на уровне головок пястных костей. Результаты измерений представлены в табл. 1 (вес) и в табл. 2 (размеры).

Кроме того, каждые 2 недели делались рентгеновские снимки конечностей подопытных и контрольных щенков (рис. 1 и 2).

Табл. 1 указывает на быстрое нарастание веса у щенков № 2 и № 5, т. е. щенков, имеющих повышенную нагрузку по сравнению с контрольными. У щенка № 1, лишенного опоры, наоборот, отмечается заметное отставание веса (щенок № 3 погиб вскоре после начала опыта от воспаления легких).

Табл. 2, а также рентгенограммы наглядно демонстрируют преобладание роста конечностей щенков, имеющих повышенную нагрузку, по сравнению с контрольными и особенно щенком, лишенным опоры, что

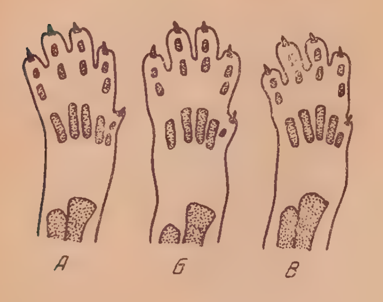


Рис. 1. Кисти подопытных щенков в возрасте 15 дней (по рентгенограммам)

А — кисть щенка, лишенного опоры (№ 1); *Б* — кисть контрольного щенка (№ 6); *В* — кисть щенка с повышенной нагрузкой (№ 5)

выразилось в увеличении как толщины, так и длины конечностей (табл. 2) и костей метаподия в возрасте $1^1/_2$ месяцев щенка № 6 (рис. 2, *В*).

Наряду с изменением роста в значительной мере меняются процессы окостенения скелета конечностей, что выражается в изменении сроков появления очагов окостенения в стопе и кисти, а также в изменении размеров их (рис. 1 и 2, табл. 3).

Нетрудно заметить, что наибольшие особенности в характере окостенения представляют рентгенограммы стопы и кисти щенка, лишенного опоры. Наряду с количественными изменениями в данном случае удается заметить некоторую качественную перестройку в характере окостенения

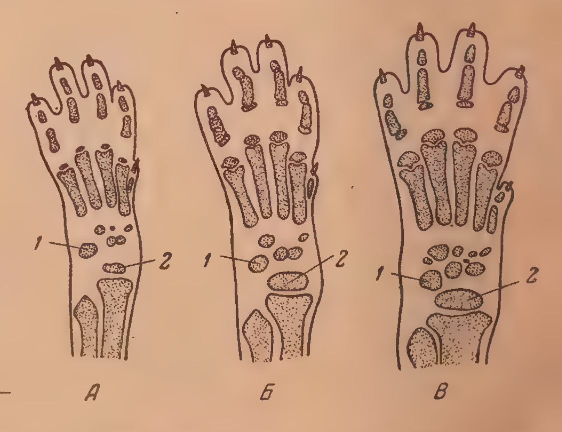


Рис. 2. Кисть подопытных щенков в возрасте 45 дней (по рентгенограммам)

А — кисть щенка, лишенного опоры (№ 1), *Б* — кисть контрольного щенка (№ 6); *В* — кисть щенка с повышенной нагрузкой (№ 5). *1* — ядро окостенения добавочной кости, *2* — ядро окостенения дистального эпифиза лучевой кости

кисти щенка № 1. Так, начиная с месячного возраста у всех щенков, кроме № 1, отмечается прогрессирующее преобладание роста очага дистального эпифиза лучевой кости по сравнению с очагами окостенения костей запястья. В то же самое время в кисти щенка, лишенного опоры, заметна тенденция нарастания размеров очага окостенения добавочной кости при значительном отставании в росте вышеуказанного очага (очага дистального эпифиза лучевой кости). Каких-либо качественных изменений в характере окостенения у щенков с повышенной нагрузкой по сравнению с контрольными нам отметить не удалось.

Таблица 4

Относительные размеры дистальных звеньев конечностей экспериментальных щенят

Показатели	Щенок № 1, лишенный опоры	Щенята с повышенной нагрузкой		Контрольные щенята	
		№ 2	№ 5	№ 4	№ 6
Возраст 15 дней					
Длина грудной конечности до локтевого отростка в % по отношению к длине позвоночника	40,3	40,5	42,1	40,3	42,1
Длина кисти в % по отношению к предыдущему звену	46,0	45,7	46,0	45,5	46,0
Длина тазовой конечности до надколенника в % по отношению к длине позвоночника	40,8	40,8	40,8	40,8	40,8
Длина стопы в % по отношению к предыдущему звену	59,0	59,0	59,0	59,0	59,0
Индекс ширины кисти (ширина в % по отношению к длине кисти)	0,46	0,46	0,46	0,46	0,46
Индекс ширины стопы (ширина в % по отношению к длине стопы)	0,31	0,31	0,31	0,29	0,31
Возраст 30 дней					
Длина грудной конечности до локтевого отростка в % по отношению к длине позвоночника	45,0	41,0	50,7	42,0	42,0
Длина кисти в % по отношению к предыдущему звену	45,0	44,1	42,7	43,7	43,7
Длина тазовой конечности до надколенника в % по отношению к длине позвоночника	50,0	45,4	45,0	45,0	44,8
Длина стопы в % по отношению к предыдущему звену	58,0	56,0	56,6	56,5	56,5
Индекс ширины кисти (ширина в % по отношению к длине кисти)	0,40	0,53	0,54	0,47	0,47
Индекс ширины стопы (ширина стопы в % по отношению к длине)	0,26	0,31	0,34	0,29	0,30
Возраст 45 дней					
Длина грудной конечности до локтевого отростка в % по отношению к длине позвоночника	46,0	44,0	44,0	45,0	45,0
Длина кисти в % по отношению к предыдущему звену	44,0	41,0	41,8	42,5	42,1
Длина тазовой конечности до надколенника в % по отношению к длине позвоночника	50,8	48,0	48,4	48,2	48,0
Длина стопы в % по отношению к предыдущему звену	53,0	50,3	49,4	50,0	49,0
Индекс ширины кисти (ширина в % по отношению к длине кисти)	0,40	0,50	0,50	0,47	0,47
Индекс ширины стопы (ширина стопы в % по отношению к длине)	0,23	0,32	0,33	0,31	0,30

Определив относительные размеры отдельных звеньев конечностей исследованных щенков по отношению друг к другу, а также по отношению к позвоночнику, мы получили данные, говорящие в пользу перестройки конечностей в целом у щенка, лишенного опоры (табл. 4). Так, при изучении развития конечностей исследованных нами щенков мы могли отметить некоторое увеличение длины конечностей по отношению

к длине позвоночника и, наоборот, некоторое относительное укорочение кисти и стопы в первые полтора месяца жизни. Нетрудно заметить (что видно из табл. 4), что у щенка, лишенного опоры, первое явление сравнительно ускоряется, а второе сравнительно замедляется, в силу чего у данного щенка формируются сравнительно длинные конечности, причем удлинение происходит главным образом за счет относительного удлинения стопы и кисти. Наиболее характерной особенностью конечностей щенков с повышенной нагрузкой является их сравнительное утолщение.

Щенки с повышенной нагрузкой весь период наблюдения быстро, пропорционально развивались. Следует отметить, что в наблюдаемый нами период несколько быстрее развивались грудные конечности, что имело место как у подопытных, так и у контрольных щенков. Это обстоятельство, повидимому, может быть объяснено большей функциональной загруженностью грудных конечностей в данном возрасте по сравнению с тазовыми конечностями. Действительно, способ передвижения щенков в этом возрасте осуществляется в большей мере за счет притягивания тела. Так, наши щенки успешно делали прыжки с высоты, но им еще недоступны были прыжки в высоту, которые требуют силового отталкивания, осуществляемого задними конечностями. Кроме того, необходимо принять во внимание рефлекторные движения передних конечностей, которые связаны с сосанием.

Анализируя наши данные, можно отметить, что в связи с повышенной, дозированной нагрузкой значительно ускоряется рост скелета конечностей как в толщину, так и в длину. Одновременно ускоряются процессы окостенения, хотя эти процессы все же не идут всегда параллельно. Однако, несмотря на сравнительное увеличение размеров конечностей, как тело, так и отдельные звенья конечностей животного в данном случае развиваются пропорционально. При выключении опоры в период, когда молодое, развивающееся животное особенно в ней нуждается, происходит значительная перестройка в развитии как конечностей, так и организма в целом, которая выражается не только в отставании процесса роста и окостенения, но и в ряде качественных изменений.

Наши данные позволяют заключить, что дозированная нагрузка в период роста организма может иметь благоприятное значение как для роста скелета конечностей, так и для развития всего организма.

Литература

1. Андреева Е. Г., Эмбриональное развитие скелета каракуля в связи с различным кормлением маток, Тр. Всес. н.-иссл. ин-та каракулеводства, вып. IV, 1950.— 2. Астанин Л. П., О строении костей кисти боксеров, Изв. Акад. пед. наук РСФСР, вып. 35, 1951.— 3. Бец А. А., Морфология остеогенеза, Киев, 1887.— 4. Воккен Г. Г. Некоторые закономерности дифференцировки костного скелета млекопитающих, Тр. V Всес. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов, Л., 1951.— 5. Дарвин Ч., О происхождении видов, т. IV, ч. I, перев. с англ. А. Н. Николаевой, 1910.— 6. Кавешникова Л. К. и Котикова Е. П., Влияние изменений статики на развитие мышц и скелет, Изв. Научн. ин-та им. П. Ф. Лесгафта, т. XVII, XVIII, 1934.— 7. Касьяненко В. Г., Попытка синтеза некоторых внутрисуставных корреляций на примере суставов конечностей парнокопытных, ДАН СССР, LXXXII, № 5, 1952.— 8. Ламарк, Философия зоологии, т. 1 и 2, перев. С. В. Сапожникова, 1935.— 9. Лесгафт П. Ф., Основы теоретической анатомии, ч. 1, 1905.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXXII 1953 ВЫП. 4

РАЗВИТИЕ ДЫХАТЕЛЬНОЙ СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ В КОЖЕ ЭМБРИОНОВ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

А. И. СМИРНОВ

Кафедра ихтиологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Исследование развития каспийского лосося Salmo trutta caspius Kessler, проведенное автором, дало возможность выяснить последовательную картину усложнения и смены различных эмбрионально-личиночных приспособлений для окисления крови, существующих до развития жабер и перехода на дефинитивное дыхание.

Диффузное дыхание через поверхность тела эмбриона, которое интенсифицируется помощью каротиноидных пигментов икры, скоро оказывается не в состоянии удовлетворять возрастающие потребности зародыша в кислороде. При 34—36 сегментах начинает пульсировать сердце и создавать циркуляцию полостной жидкости; при 55 сегментах появляются форменные элементы крови и образуется замкнутая кровеносная система, первоначально крайне упрощенная, представляющая кольцо из мандибулярной дуги аорты, спинной аорты, подкишечной вены, выходящей слева на желточный мешок, сердца. В процессе дальнейшего совершенствования кровеносной системы разные сосуды, развиваясь у поверхности тела, принимают дыхательную функцию.

В эмбрионально-личиночном периоде развития каспийского лосося в разное время органами дыхания оказываются: а) жаберные крышки с выходящими на их поверхность мандибулярной, а затем гиоидной дугами аорты; б) желточный мешок с развивающейся на нем мощной сосудистой системой подкишечной и печеночной вен; в) грудные и хвостовой плавники с капиллярной системой в них; грудные плавники также обеспечивают циркуляцию перивителлиновой жидкости и постоянную смену воды у сосудистой системы желточного мешка и тела после вылупления; г) кожа головы, а особенно тела эмбрионов, благодаря развитию в ней мощной сети капиллярных сосудов.

Различные сосудистые эмбриональные дыхательные системы у рыб известны давно; им было посвящено монографическое исследование С. Г. Крыжановского [2]. В недавнее время сделано сообщение о некоторых приспособлениях к дыханию у эмбрионов осенней кеты Н. Н. Дислер [1]. Для каспийского лосося этот вопрос не описан. Приспособления к дыханию, развивающиеся в наружных покровах тела эмбрионов, для лососевых рыб вообще не были известны. Обнаруженная нами в коже эмбрионов каспийского лосося мощная капиллярная сосудистая система является новой интересной морфо-экологической особенностью лососевых рыб, почему мы и решились дать об этом короткое сообщение.

Во второй половине инкубационного периода, когда глаза уже становятся темными, у каспийского лосося начинается образование сегментальных кровеносных сосудов. От них в разных местах отходят короткие ответвления, образующие петли, которые в общей массе создают густую

сеть капилляров у самой поверхности (рис. 1). Обращаем внимание, что на наркотизированных зародышах этой системы обнаружить не удается; при наркотизировании ослабевает деятельность сердца, оно уже не в состоянии прогнать кровь через мощную капиллярную сеть кожи и эти сосуды запустевают. По указанной причине в этом случае приходится работать с ненаркотизированными, подвижными эмбрионами. Нам кажется, что у других лососевых рыб не обнаружено подобной капиллярной сети в коже вследствие работы с наркотизированным материалом или даже фиксированным. Учитывая большое сходство в других чертах строения эмбрионов лососевых рыб, следует думать о наличии у большинства лососей, если не у всех, и данного признака.



Рис. 1. Сеть капиллярных сосудов в коже эмбриона каспийского лосося на стадии вылупления. Частично схематизировано

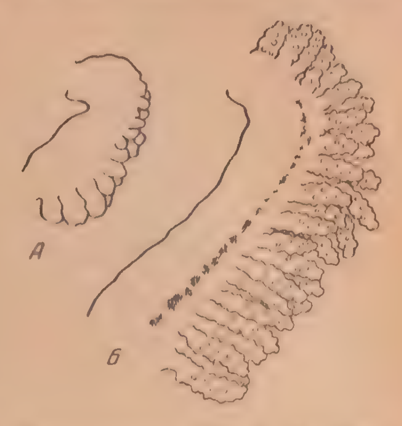
Следует отметить следующее интересное обстоятельство. Тело эмбриона каспийского лосося, особенно хвостовой отдел, за то относительно короткое время, когда идет развитие сегментальных сосудов и капилляров в коже эмбриона, значительно увеличивается в размере, так что площадь покровов, в которой развивается эта капиллярная сеть, возрастает примерно вдвое. Описанное явление может рассматриваться как пример онтогенетического ускорения развития органа, обусловленного принятием адаптивно важной функции.

Что развивающаяся в коже эмбрионов лосося капиллярная сеть связана с дыханием, отчетливо подтверждается сопоставлением ее развития с развитием жабер. При вылуплении, когда сосудистая сеть в коже максимально развита, только лишь намечается закладка жаберных лепестков (рис. 2). С переходом мальков к активной подвижной жизни (длина около 20 мм) все жабры хорошо развиваются, в их многочисленные жаберные лепестки входят капиллярные сосуды, а капилляры кожи запустевают, эта сосудистая система становится ненужной.

В данном случае, на каспийском лососе, открыт яркий пример увеличения дыхательной функции кожи до той максимальной степени, когда в ней развивается мощная капиллярная сеть, свойственная специализированным органам дыхания.

Аналогично лососю, сосудистая система развивается в коже эмбрионов живородящих рыб; например, из отряда зубастых карпов — Cyprinodontiformes это свойственно Gambusia affinis и Lebistes reticulatus [3]. Отмеченное сходство интенсификации дыхательной функции покровов тела эмбрионов у родственно столь отдаленных рыб, видимо, вызвано затруднением снабжения их кислородом в своеобразной окружающей эмбрионов среде: у лососей — грунт ручьев, у живородящих — тело матери. Развитие мощной сосудистой системы на желточном мешке эмбрионов живородящих рыб С. Г. Крыжановский связывает с затруднением для них окисления крови в утробе матери. Аналогичное суждение может быть высказано и для лососевых рыб.

С. В. Стрельцова [4] указывает на относительное увеличение кожного дыхания рыб, особенно молоди, при низком содержании кислорода в воде. Этот факт также заставляет предполагать, что сосудистая дыхательная система в коже эмбрионов лососей развивается как приспособление к обитанию в среде с небольшим или резко изменчивым содержанием кислорода.



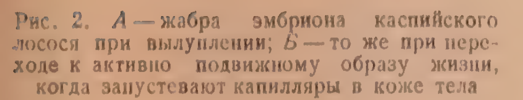


Рис. 2. *А* — жабра эмбриона каспийского лосося при вылуплении; *Б* — то же при переходе к активно подвижному образу жизни, когда запустевают капилляры в коже тела

Отсюда выглядит мало обоснованной особая забота об обеспечении улучшенной аэрации в инкубаториях лососей. Содержание же в неестественной обстановке может даже привести к вредному изнеживанию молоди. В связи с этим кажутся весьма необходимыми и важными физиологические исследования дыхания лососей в разные периоды эмбрионального развития при разном содержании кислорода в воде.

Литература

1. Дислер Н. Н., Некоторые особенности развития осенней кеты в природе и в питомниках, Рыбное хоз-во, № 12, 1951. — 2. Крыжановский С. Г., Органы дыхания личинок рыб и псевдобранхия, Тр. лабор. эвол. морфологии, т. 1, вып. 2, 1933. — 3. Соин С. Г., Приспособления к дыханию у эмбрионов живородящих рыб, Тр. Всес. гидробиол. об-ва, т. 1, 1949. — 4. Стрельцова С. В., Кожное дыхание рыб, ДАН СССР, т. LXXVI, № 1, 1951.

РЕЦЕНЗИИ

Г. М. ШМИДТ, ЭМБРИОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ, часть 1. Общая эмбриология, Москва, изд-во «Советская наука», 1951, 354 стр., 108 рис., тираж 7000 экз., цена 14 руб.

В 1951 г. вышел в свет 1-й том двухтомного учебного пособия Г. А. Шмидта «Эмбриология животных». Этот 1-й том посвящен общим вопросам эмбриологии. В книге 12 глав, из которых в 1-й главе даются общие определения предмета эволюционной эмбриологии, во 2-й дан краткий исторический очерк, в 3-й рассмотрены некоторые вопросы предзародышевого пути развития, в 4-й — дробление. в 5-й — процесс гаструляции, в 6-й — общие вопросы органогенеза, в 7-й — вопрос об источниках мезенхимы и целомической мезодермы, в 8-й — проблема метамерии у первично- и вторичноротых животных, в 9-й — вопрос о типах развития и их эволюции, в 10-й — вопрос о периодах индивидуального развития, в 11-й — вопрос об экологическом направлении в эволюционной эмбриологии и в 12-й главе — проблема соотношения индивидуального и исторического развития.

Как видно из краткого перечня, в книге Г. А. Шмидта нашли место не все те проблемы, которые принято относить к курсу общей эмбриологии. В ней нет главы, посвященной бесполому размножению, нет главы, в которой рассматривались бы проблемы регенерации. Это, несомненно, существенный пробел в рассматриваемом учебном пособии.

К числу недостатков рассматриваемого пособия относится также неравномерность изложения — некоторые проблемы, особенно те, которыми занимался сам автор, изложены исчерпывающе подробно, другие слишком кратко.

В 1-й главе говорится о содержании эволюционной эмбриологии и о ее связях с другими областями биологии, об ее основных методах исследования и о новых задачах этой науки в связи с победой мичуринского творческого дарвинизма. В этой главе достаточно четко определено содержание общей эмбриологии, ее отношение к мичуринскому учению и значение для практики.

2-я глава, посвященная истории эмбриологии, вызывает больше возражений — она изложена слишком кратко. Это особенно относится к советскому периоду — указаны фамилии исследователей, но содержание сделанных ими работ не раскрыто, и лишь в дальнейших главах автор не раз возвращается к работам советских эмбриологов. Следовало выделить во 2-й главе специальный раздел, в котором рассматривались бы работы советских эмбриологов. Следует помнить те большие традиции, которые связаны с развитием отечественной эмбриологии. В нашей стране эмбриология получила свои истоки как наука. С именами русских эмбриологов связано развитие того этапа в истории эмбриологии, который именуется сравнительной эмбриологией и который приобщил во второй половине прошлого века богатейший эмбриологический материал к прогрессивному эволюционному дарвиновскому учению. Среди советских биологов имеются достойные продолжатели лучших традиций русской эмбриологии; в числе их П. П. Иванов, А. А. Захваткин и автор рецензируемой книги.

3-я глава — «Половые клетки и оплодотворение». Ее главный недостаток — отсутствие развернутой критики идеалистического вейсманистского учения о так называемом «половом пути». Наряду с весьма ценными фактами, сообщаемыми автором, некоторые вопросы изложены слишком кратко — например, морфология оплодотворения (стр. 62—63). Этому вопросу следовало уделить значительно больше внимания, особенно учитывая то понимание проблемы оплодотворения, которое дал Т. Д. Лысенко. Эту главу следовало бы значительно расширить.

Глава 4-я содержит весьма ценный и оригинальный материал. Ее недостаток в громоздкости и в слишком специальном (не по размеру пособия) изложении спирального типа дробления. Далее следовало уже в начале главы подробно осветить вопрос о сущности процесса дробления, на основе взглядов Мечникова, подробно развитых на новейшем уровне эмбриологии А. А. Захваткиным. Автор говорит об этом слишком кратко в начале главы и лишь в ее заключительной части довольно подробно останавливается на относящихся сюда взглядах А. А. Захваткина. К достоинствам главы относятся — четкое определение типов дробления и рассмотрение вопроса об эволюции процессов дробления, сделанное в основном на примере спирального типа дробления, хотя некоторые сведения даны и для билатерального и для поверхностного дробления.

Глава 5-я — одна из лучших в пособии и по оригинальности данного в ней материала и по стройности изложения. В данном отношении я не могу согласиться с автором рецензии, опубликованной в журнале «Советская книга»,— Л. Н. Жинкиным, который, говоря о 5-й главе, ограничился замечанием, что в ней «...интересы автора-исследователя преобладают над задачами автора учебного пособия для студентов»[1].

К достоинствам 5-й главы относятся новая и оригинальная классификация типов гаструляции и освещение вопроса об общих закономерностях эволюции процессов гаструляции, изложенного с позиций положения диалектического материализма, о замене старого и отживающего новым и развивающимся, как существенной стороне развития (стр. 135). В заслугу автору следует поставить большое внимание к работам русских и советских эмбриологов. В частности здесь впервые в учебном пособии говорится об основательно забытых работах московского эмбриолога Сергея Андреевича Усова, посвященных вопросу о замещении старого зачатка хорды — эктохорды новым — энтохордой.

Несколько подробнее следовало сказать о гаструляции у высших позвоночных животных.

В 6-й главе говорится о некоторых общих закономерностях органогенеза. Главный недостаток этой главы в ее краткости. Ее положительная сторона заключается в попытке осмыслить факты, добытые экспериментальными эмбриологами, с позиций мичуринского учения. Эту попытку следовало бы расширить и углубить.

Существенная положительная сторона 6-й главы заключается в изложении принципа замещения условий существования формообразовательными воздействиями, принадлежащими самому организму, причем автор широко использовал очень интересные опыты советского эмбриолога и сравнительного анатома А. А. Машковцева.

Глава 7-я — «Источники мезенхимы и целомической мезодермы» — содержит весьма интересный и оригинально освещенный материал, однако если сравнить ее с 5-й главой, то сравнение будет не в пользу 7-й главы. Материал 7-й главы изложен недостаточно систематично и равномерно. Крупное достоинство 7-й главы состоит в оригинальной трактовке вопроса об источниках мезенхимы у плоских червей, немертин, у кольчатых червей и моллюсков, с одной стороны, и об источниках мезенхимы у позвоночных, с другой. 7-я глава должна быть расширена.

В главе 8-й речь идет, в основном, об учении крупного советского эмбриолога П. П. Иванова о лавральных и постлавральных сегментах. Это учение впервые излагается в развернутом виде, в особой главе, в учебном пособии, что надо считать положительным явлением. Не могу согласиться с Жинкиным (та же рецензия), что недостаток 8-й главы заключается в «дискуссионном стиле», в котором она написана: критическое рассмотрение взглядов П. П. Иванова может лишь способствовать дальнейшему успешному изучению поставленной последним проблемы первичной разнокачественности (гетерономности) ларвальной сегментации.

Совершенно оригинальна и содержит важный материал 9-я глава — «Типы развития и их эволюция». В основу рассмотрения вопроса о типах развития у животных автор положил диалектико-материалистическое учение о спиральном характере хода эволюции типов развития, впервые изложив в учебном пособии данные своих прекрасных работ по эмбриологии немертин и кольчатых червей. Автор убедительно показывает на обширном фактическом материале закономерное превращение в самых различных группах и направлениях эволюции животных свободного, первичного, личиночного типа развития в неличиночный и затем этого последнего во вторичный личиночный тип. Весьма важно также развитое автором положение о влиянии возникновения и исчезновения эмбриональных приспособлений на тип органогенеза молодой формы.

Надо считать оправданным выделение в особую главу — 10-ю — вопроса о периодизации индивидуального развития. Данные автором определения предзародышевого, зародышевого и послезародышевого периодов онтогенеза заслуживают пристального внимания и дальнейшей разработки. Интересно также рассмотрение вопроса о более дробной периодизации развития у низших и высших позвоночных. Вопрос, излагаемый автором, имеет важнейшее значение не только для теории, но и для практики, и заслуживает дальнейшего исследования.

Глава 11-я стоит несколько особняком в книге. Новизна рассматриваемых автором проблем неблагоприятно сказалась в некоторой рыхлости изложения этой главы.

Небольшая 12-я глава — «Проблема соотношения индивидуального и исторического развития» — содержит также интересный и оригинальный материал. Автор, однако, недостаточно критически отнесся к учению о филэмбриогенезах Северцова, явочным порядком исправляя это учение, или, лучше сказать, заменяя автогенетические моменты этого учения эктогенетическим представлением об эмбриональных приспособлениях и их роли в эволюции онтогенеза, созданным самим автором.

В своем рассмотрении книги Г. А. Шмидта я считал нужным на первое место поставить указания на недостатки для того, чтобы при переиздании книга могла быть улучшена путем устранения имеющихся недостатков, введения дополнительных глав, расширенного и углубленного рассмотрения указанных выше разделов.

---

[1] «Советская книга», 1952, № 4, стр. 43.

Весьма ценным в рецензируемом пособии надо считать его связь с живым, непосредственным исследованием, что выражается в широком введении в изложение собственных работ. Это делает книгу живой и наглядной, помогающей молодому, начинающему эмбриологу найти пути исследования интересующих его проблем.

Другое ценное качество книги заключается в широком введении экологического метода. Автора, вместе с С. Г. Крыжановским, В. В. Васнецовым и некоторыми другими, следует рассматривать как основоположника экологической эмбриологии. Все работы автора построены на принципе единства организма и среды, и в этом смысле принятый им метод экологической эмбриологии позволил ему поставить важнейшую задачу пересмотра общих положений эмбриологии животных с позиций мичуринского учения.

Ни в одном курсе эмбриологии мы не находим попыток встать на путь экологической трактовки ранних стадий развития животных; впервые это делается в рецензируемой книге Г. А. Шмидта. Если это еще не проводится последовательно через весь материал, то следует учитывать, что сделана лишь первая попытка, плодотворное развитие которой в дальнейшем послужит к чести советской биологии.

Выход книги Г. А. Шмидта представляет крупное событие, и надо всячески приветствовать как завершение настоящего издания выходом в свет второго тома, так и будущее переиздание книги, с тем, чтобы она еще более удовлетворяла своей цели — дать студентам биофаков изложение основных вопросов общей эмбриологии и помочь собственным начинаниям молодых научных работников.

Л. А. Зенкевич

СОДЕРЖАНИЕ

Акад. Е. Н. Павловский. О развитии советской морфологической науки 569
Постановление Президиума Академии наук Союза ССР от 22 мая 1953 г. 573
А. Б. Ланге и Г. М. Развязкина. Морфология и развитие табачного трипса 576
А. Г. Шаров. Ильмовый ногохвост — вредитель лесопосадок степной зоны 594
И. А. Рубцов. К морфологии наружных половых придатков двукрылых . . . 608
Ю. Б. Дизер. К морфологии клеща Acarapis woodi Rennie, эндопаразита медоносной пчелы 626
А. К. Дондуа. К эмбриональному развитию Scolia quadripunctata F. . . . 631
В. П. Половодова. Иннервация полового аппарата и задней кишки самки малярийного комара 635
П. П. Балабай. К морфологической характеристике личинки миноги . . . 638
И. И. Шмальгаузен. Развитие артериальной системы головы у хвостатых амфибий 642
Л. Н. Жинкин. Половые различия в скорости регенерации у тритона . . . 662
Г. С. Шестакова. Анализ различий структуры поверхностей крыльев у чайковых птиц 672
Б. К. Штегман. Особенности летных качеств серой и каменной куропаток 677
Н. А. Диомидова. Эмбриональное развитие кожи сельскохозяйственных животных (крупного рогатого скота и свиней) 684
Б. С. Матвеев и В. В. Попова. Сходства и различия в эмбриональном развитии пищух (Ochotona daurica) и кроликов (Oryctolagus cuniculus L.) 701
Т. В. Сахарова. Адаптивные особенности строения носовой полости грызунов 714
Л. В. Ганешина и Н. Н. Гуртовой. Строение органов обоняния у мышей и полевок 722
Н. В. Башенина. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) 730
Н. П. Лавров. Систематическое положение ондатры, акклиматизированной в СССР, и влияние условий среды на изменение признаков 744
В. Г. Касьяненко. Частная физиология органов движения млекопитающих как одна из актуальных проблем сравнительной морфологии 749
С. Ф. Манзий. Вопросы эволюции кисти млекопитающих 756
П. М. Мажуга. Кровоснабжение коленного сустава наземных млекопитающих в свете его функции 767
Е. И. Данилова и А. И. Свиридов. Рост и окостенение скелета конечностей в условиях экспериментально измененной нагрузки 780
А. И. Смирнов. Развитие дыхательной сосудистой системы в коже эмбрионов лососевых рыб 787
Рецензии 790

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Т-04873 Подписано к печати 31.VII. 1953 г. Тираж 3550 экз. Зак. 1425
Формат бум. $70\times108^1/_{16}$. Бум. л. 7 Печ. л. 19,18+2 вкл. Уч.-изд. л. 21,3

2-я тип. Издательства Академии наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10

Цена 22 руб. 50 коп.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии.

2. Статьи не должны превышать 1 авт. листа (40 000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки и список цитированной литературы).

3. Детально история вопроса излагаться не должна. Во введении нужно лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

4. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе.— 2. Методика и материалы.— 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов.— 4. Обсуждение полученных данных.— 5. Выводы, в виде сжато изложенных параграфов.— 6. Список литературы.

5. Рукописи должны быть переписаны на машинке на одной стороне листа. Страницы должны быть перенумерованы. В заголовке статьи следует указать, откуда она исходит. Должны быть приложены точный адрес и имя и отчество автора.

6. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке, или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

7. Никакие сокращения слов, имен, названий, как правило, не допускаются. Допускаются лишь общепринятые сокращения — мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п.

8. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Каждая таблица должна иметь свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. Сырой статистический материал не печатается.

9. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должны быть обозначены: автор, название статьи и номер рисунка.

10. Иллюстрации (рисунки, диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фото — контрастные чертежи — черной тушью пером, тени — при помощи точек или штрихов).

11. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть даны на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашом на полях рукописи.

12. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например: водяной ослик (Asselus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, в противном случае первая буква рода и видовое название по-латински. Например: A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

13. Ссылки на литературу в тексте приводятся так. Северцов (1932) или Браун (Brown, 1941). При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется только по-русски.

14. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке алфавита (должны быть указаны: фамилия автора, инициалы, название статьи, сокращенное название журнала, том, выпуск, издательство или место издания, год).

15. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

16. Корректура по причинам, не зависящим от редакции, автору не предоставляется. Поэтому текст присылаемой рукописи является окончательным и должен быть тщательно приготовлен, выверен и исправлен. Вместо корректуры автору высылаются контрольные гранки. Никакие изменения текста гранок (за исключением восстановления пропущенного набора текста) не могут быть использованы.

17. Авторам предоставляется 20 оттисков их статей бесплатно.